ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 71
11
НОЯБРЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1986

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevish, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhutzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. Г. Каценко* и *Э. Г. Рабинович*

Сдано в набор 11.08.86. Подписано к печати 14.11.86. М-18957. Формат бумаги $70\times108^1/_{16}$.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 11.9.
Усл. кр.-отт. 12.43. Уч.-изд. л. 14.07. Тираж 2234. Тип. зак. 712.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 582.232.7 : 537.533.35

И. А. Константинова

УЛЬТРАСТРУКТУРА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *CHLOROCOCCUM* (*CHLOROCOCCACEAE*)

I. A. KONSTANTINOVA. THE ULTRASTRUCTURAL STUDY OF SOME SPECIES OF THE GENUS *CHLOROCOCCUM* (*CHLOROCOCCACEAE*)

Изучение ультраструктуры 18 видов рода *Chlorococcum* показало различие в основном в структуре пиреноида и оболочки. Выделены 3 ультраструктурных типа пиреноида, соответственно с этим исследованные виды были разбиты на 3 группы. Оболочка зооспор, как правило, двуслойная, за исключением одного вида. С возрастом под ней появляется третий фибриллярный слой. Обнаружены также индивидуальные особенности у некоторых видов, которые касаются деталей строения стигмы, хлоропласта и других признаков.

Род *Chlorococcum* объединяет широко распространенные одноклеточные водоросли, мелкие размеры (10—50 мкм) которых затрудняют изучение деталей их организации в световом микроскопе. Несомненно, электронно-микроскопические исследования позволяют в значительной степени расширить и углубить знания в этой области. В частности, это касается строения таких структур, как хлоропласт, пиреноид, жгутиковый аппарат, оболочка и т. д. Более того, в последнее время предпринимаются попытки (Brown, Bold, 1964; Komárěk, 1970; Hori, 1972; Hori e. a., 1982; Ettl, 1981; Melkonian, 1982; Melkonian, Preisig, 1984; Moestrup, 1982) использовать данные по ультраструктуре в целях систематики.

К настоящему времени описано более 70 видов рода *Chlorococcum*, из них в электронном микроскопе исследовано, и то отрывочно, лишь несколько (Brown, Bold, 1964; Brown, McLean, 1969; Deason, 1965; Miller, 1978). Мы исследовали 18 видов, из них 9 — впервые.

Материал и методика

Объектами исследования стали полученные из коллекции R. Starr (1978) типовые образцы следующих видов рода *Chlorococcum*: *Ch. macrostigmatum* Starr (№ 109), *Ch. minutum* Starr (№ 117), *Ch. oleofaciens* Trainor et Bold (№ 105), *Ch. hypnosporum* Starr (№ 119), *Ch. ellipsoideum* Deason et Bold (№ 972), *Ch. pinguideum* Arce et Bold (№ 477), *Ch. perforatum* Arce (№ 775), *Ch. acidum* Archibald et Bold (№ 1766), *Ch. aureum* Archibald et Bold (№ 1768), *Ch. echinozygotum* Starr (№ 118), *Ch. elkhartiense* Archibald et Bold (№ 1772), *Ch. isabeliense* Arce et Bold (№ 1774), *Ch. lacustre* Archibald et Bold (№ 1775), *Ch. novaeangliae* Archibald (№ 1778), *Ch. pulchrum* Archibald et Bold (№ 1781), *Ch. rugosum* Archibald et Bold (№ 1785), *Ch. texanum* Archibald et Bold (№ 1788), *Ch. vacuolatum* Starr (№ 110).

Водоросли рассевали штрихами в чашки Петри на агаризованную (1.5 %) среду Болда (3N BBM) и выращивали в течение 10 дней при освещенности 2500—3500 лк, продолжительности освещения 8 ч в сутки, температуре в световой период 23—26 °С. Перед фиксацией штрихи заливали теплым агаром, нарезали мелкими кубиками и фиксировали 4 %-ным раствором глутарового альдегида, разведенного жидкой средой Болда (pH 6.6), в течение ночи при температуре 4° с последующей фиксацией 2 %-ным OsO_4, приготовленным на той же среде, в течение 2 ч. Материал заливали в аралдит. Срезы получали на ультратоме LKB-III и просматривали на микроскопе TESLA-BS-500.

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1986 г.

Результаты исследования

При исследовании клеточной организации хлорококков мы в первую очередь заинтересовались пиреноидом как специфической структурой, присущей только клеткам водорослей, тем более что особенности ее морфологии используются в систематике в качестве диагностического признака. Пиреноид хлорококка расположен в хлоропласте и состоит из стромы, пронизанной тилакоидами, и обычно двуслойной крахмальной обкладки. Пиреноид окружен тилакоидами хлоропласта. Строма пиреноида отличается от стромы хлоропласта лишь большей плотностью.

В просмотренном нами материале обнаружены пиреноиды по крайней мере трех типов строения.

Пиреноиды I типа характеризуются сплошной крахмальной обкладкой, к которой подходят пачки тилакоидов хлоропласта (табл. I, *1*). Строма пиреноида пронизана одиночными тилакоидами (табл. I, *2*). Такого типа пиреноиды обнаружены у большинства из исследованных нами видов хлорококка, а именно: *Ch. oleofaciens*, *Ch. lacustre*, *Ch. macrostigmatum*, *Ch. minutum*, *Ch. ellipsoideum*, *Ch. perforatum*, *Ch. acidum*, *Ch. elkhartiense*, *Ch. isabeliense*, *Ch. pulchrum*, *Ch. rugosum*, *Ch. texanum*, *Ch. vacuolatum*, *Ch. aureum*. Мы условно назвали их видами I группы.

Как известно, зооспоры и вегетативные клетки хлорококков окружены твердой оболочкой, хорошо видимой и в световом микроскопе. При детальном изучении с помощью электронного микроскопа оказалось, что у всех водорослей I группы, кроме *Ch. elkhartiense*, она сходна по своему строению. Оболочка зооспор представлена двумя слоями: наружным, со строгой периодичностью организации, которая выражается в правильном чередовании более темных и светлых штрихов, и расположенным под ним дополнительным, сравнительно тонким электронно-плотным слоем (табл. I, *3*). Последний более четким оказывается у *Ch. perforatum*, *Ch. rugosum*, *Ch. ellipsoideum* и *Ch. minutum*. У остальных видов он едва намечается. После остановки зооспор под ним появляется третий слой из аморфного вещества с рыхло расположенными в нем фибриллами (табл. I, *4*). С возрастом наружный слой видоизменяется, теряет четкую периодичность своей организации и приобретает вид нежной бахромы (табл. I, *5*). По-видимому, за счет этого слоя происходит слипание клеток (табл. I, *8*). Что касается дополнительного слоя, то его, очевидно, следует рассматривать как переходный между внутренним и наружным.

Из этой схемы выпадает оболочка зооспор *Ch. elkhartiense*: она не 2-слойная, а 3-слойная, как в вегетативных клетках, а также здесь образуется довольно плотный дополнительный слой (табл. I, *6*). Вегетативные клетки сохраняют эту же организацию оболочки, однако наружный слой теряет четкую периодичность своей организации, а местами исчезает совсем; дополнительный остается без изменений, а фибриллярный становится более толстым, чем у зооспор (табл. I, *7*).

Под клеточной оболочкой как зооспор, так и вегетативных клеток у всех видов данной группы наблюдаются структуры, похожие на ломасомы (табл. I, *9*). Кроме того, только у трех видов, причем у *Ch. ellipsoideum* в большей степени, чем у *Ch. pulchrum* и *Ch. minutum*, между оболочкой и плазмалеммой выявлены окруженные мембраной, плотные осмиофильные, массивные образования неизвестной природы (табл. I, *10*).

В чашевидных хлоропластах обычно длинные тилакоиды собраны в пачки по 3—8 (табл. I, *11*). Иногда наблюдаются расширения межтилакоидного пространства. Строма хлоропласта содержит большое число рибосом.

Хлоропласты зооспор имеют стигму. Она состоит из довольно крупных осмиофильных глобул, размеры которых неодинаковы у различных видов, обычно расположенных в один ряд (табл. I, *12*), и только у *Ch. macrostigmatum* они располагаются в 2 ряда (табл. I, *4*).

Ядро неправильно эллипсовидное, вытянутое, расположено в выемке хлоропласта. В зооспорах оно, как правило, находится в передней части клетки (табл. I, *11*; табл. II, *1*). У некоторых видов (*Ch. minutum*, *Ch. oleofaciens*) оболочка ядра образует расширения и выросты, переходящие в каналы шероховатого эндоплазматического ретикулума (ЭР). Хроматин мелко диспергирован по всему ядру, но иногда образует небольшие скопления, особенно вдоль ядерной оболочки (табл. II, *1*).

Вокруг ядра отмечено преимущественное скопление диктиосом. Их цистерны собраны в пачки по 5—10. Диктиосомы окружены каналами шероховатого ЭР. У *Ch. minutum*, *Ch. lacustre* и *Ch. ellipsoideum* удалось наблюдать систему, называемую амплексом, т. е. переход наружной мембраны ядерной оболочки в канал шероховатого ЭР, который в свою очередь охватывает диктиосому.

Митохондрии с плотной стромой и пластинчатыми кристами, разнообразные по форме и размерам, располагаются по всей цитоплазме.

В цитоплазме как зооспор, так и вегетативных клеток присутствует большое число вакуолей. Одни заполнены частично или полностью очень плотным осмиофильным содержимым (табл. I, *1*, *11*), по-видимому, полифосфатной природы, другие с кольцевидными мембранными структурами внутри (табл. II, *2*). У *Ch. macrostigmatum* эти вакуоли достигают очень больших размеров.

Пиреноиды II типа характеризуются фрагментированной крахмальной обкладкой. Строму пиреноида пронизывают парные тилакоиды (табл. II, *3*). Такого типа пиреноиды обнаружены у двух видов (*Ch. hypnosporum*, *Ch. echinozygotum*). В вегетативных клетках обычно присутствует только один пиреноид, а зооспоры иногда встречаются и с двумя.

Кроме того, эти виды имеют своеобразное строение клеточной оболочки. В частности, оболочка как зооспор, так и вегетативных клеток состоит из наружного слоя, который, сохраняя характерную периодическую организацию, однако, выглядит более нежно, чем у видов первой группы, и внутреннего сравнительно плотного слоя, очевидно, тоже фибриллярного, но отличающегося от аналогичного слоя других видов, что может быть обусловлено либо толщиной самих фибрилл, либо характером их упаковки (табл. II, *4*). Дополнительный слой в обоих типах клеток различить не удалось. В остальном оба вида по ультраструктуре незначительно отличаются как друг от друга, так и от водорослей I группы видов.

Пиреноиды III типа характеризуются, как и пиреноиды II типа, фрагментированной крахмальной обкладкой, через которую проходят пачки тилакоидов хлоропласта. В строме наблюдаются только одиночные тилакоиды (табл. II, *5*). Подобная организация пиреноида выявлена у *Ch. pinguideum* и *Ch. novaeangliae*. У этих видов часто встречаются зооспоры с двумя пиреноидами.

В зооспорах *Ch. pinguideum* в отличие от зооспор I и II групп видов наружный слой оболочки не обнаруживает четкой периодичности организации и скорее имеет вид нежной бахромы. У этих клеток также очень четко выражен дополнительный слой (табл. II, *6*). Под оболочкой зооспор, как у *Ch. ellipsoideum*, *Ch. pulchrum* и *Ch. minutum*, наблюдаются плотные осмиофильные структуры.

Оболочка зооспор *Ch. novaeangliae* представлена наружным слоем с четкой периодичностью организации. Дополнительный слой отсутствует. У вегетативных клеток появляется внутренний слой с редкими фибриллами; так же выглядит и оболочка зооспорангиев (табл. II, *9*).

Жгутиковый аппарат у всех исследованных нами видов устроен по одному типу. Зооспоры имеют 2 жгутика. Базальные тела расположены под углом 180° друг к другу, так что одно лежит под другим в положении $^1/_7$, т. е. смещены «по ходу часовой стрелки» (табл. II, *7*). Почти вплотную к базальным телам прилегает крупная вакуоль своеобразной формы (табл. II, *8*) (на поперечных срезах видно, что их две, и, возможно, они сократительные). Снизу ее окружают митохондрии, и в непосредственной близости находится ядро (табл. I, *11*; II, *1*). Все вместе они образуют комплекс, по-видимому, связанный с функционированием жгутикового аппарата. Переходная зона жгутиков Н-образной формы (табл. II, *1*).

Обсуждение результатов

Электронная микроскопия открыла новый этап в изучении пиреноидов, значительно уточнив, расширив и углубив знания об организации и природе этих образований (Седова, 1966; Griffiths, 1970). В частности, нашло подтверждение ранее высказанное предположение (Deniston, 1907; Bold, 1930) о неоднородности крахмальной обкладки, что обосновывалось разной способностью к светопреломлению отдельных ее частей. Исследование крахмальной обкладки пиреноида у хлорококка, проведенное нами, полностью это подтвердило. Она действительно является 2-слойной, причем плотным может быть либо наружный, либо внутренний слой. Далее было выявлено, что обкладка может быть сплошной или фрагментированной, состоящей из двух или нескольких пластин. У хлорококка обнаружены и та, и другая.

Строма пиреноида имеет белковую природу, в ней располагается система тилакоидов.

Строение крахмальной обкладки и организация тилакоидной системы пиреноида неоднократно использовались в качестве основных критериев при определении типов его строения. В частности, такая попытка была предпринята R. M. Brown и R. J. McLean (1969), выделившими у хлорококка 2 основных типа пиреноида: 1) со сплошной обкладкой и одиночными цилиндрическими каналами внутри; 2) с фрагментированной обкладкой и системой либо простых одиночных дисков, либо дисков, содержащих внутри ламеллярный элемент, который может ундулировать. С нашей точки зрения, правильнее говорить о существовании в пределах этого рода по крайней мере трех типов пиреноида: пиреноид со сплошной крахмальной обкладкой и одиночными тилакоидами, пиреноид с фрагментированной обкладкой и парными тилакоидами, пиреноид с фрагментированной обкладкой и одиночными тилакоидами. При составлении ключа для определения видов рода *Chlorococcum* P. Archibald и H. Bold (1970), помимо таких признаков, как размеры клеток, толщина клеточной оболочки, положение ядра, использовали характер обкладки пиреноида (на светооптическом уровне). По нашим данным, строение обкладки пиреноида совпадает с материалами Archibald и Bold, за исключением *Ch. echinozygotum*, у которого обкладка пиреноида фрагментирована.

Что касается функции пиреноидов, то она до сих пор во многом остается неясной (Griffiths, 1980). Связь пиреноида с тилакоидной системой хлоропласта, скопление вокруг продуктов фотосинтетической ассимиляции, чаще всего в виде крахмала, привели к представлению о связи пиреноида с процессом фотосинтеза. Высказывались также предположения (Bisalputra, Weier, 1964) об участии пиреноидов в образовании запасных продуктов фотосинтеза (различные формы крахмала, липиды). В последнее время результаты физиолого-биохимических исследований позволили установить (Владимирова, 1974; Владимирова, Семененко, 1982; Griffiths, 1980), что в этой структуре происходит накопление фотосинтетических ферментов, в частности такого, как рибулозобисфосфаткарбоксилаза. Кроме того, было показано (Holdsworth, 1971), что белок изолированных пиреноидов зеленой водоросли *Eremosphaera viridis* содержит 70 % этого фермента.

Таким образом, накапливаются данные, указывающие на то, что пиреноид содержит один из ключевых ферментов цикла Кальвина.

Уже Brown и Bold (1964) обратили внимание на неоднородность оболочки у хлорококка. При детальном изучении клеточной оболочки зооспор и вегетативных клеток *Chlorococcum oleofaciens* (Miller, 1978) был обнаружен слой с периодической организацией, который, по мнению автора, исчезает с возрастом клетки. Его химическую природу пока установить не удалось. В вегетативных клетках под этим слоем образуется фибриллярный, состоящий в основном из сахаров и, возможно, целлюлозы. Подобное строение оболочки было обнаружено также у видов рода *Nautococcus* (Deason, Schnepf, 1977; Deason, 1983). Однако T. Deason (1983) не установил присутствия целлюлозы в клеточной оболочке исследованных им трех видов хлорококка (*Ch. oleofaciens*, *Ch. aureum*, *Ch. echinozygotum*) и соответственно фибрилл, а у *Ch. echinozygotum* — и наружного слоя из периодичных образований.

У изученных нами видов, в том числе и у *Ch. echinozygotum*, наблюдается этот своеобразный наружный тонкий слой. Однако у зооспор и вегетативных клеток *Ch. pinguideum* он имеет вид нежной бахромы, а у других видов изменяется в процессе развития клеток. Вероятно, это очень пластичный слой, который может изменяться как с возрастом клетки, так и под влиянием условий выращивания. Очевидно, именно за счет этого слоя происходят слипание клеток и образование при выращивании на жидких средах поверхностной тонкой зеленой пленки или довольно крупных комков, обычно оседающих на дно сосуда. И в том, и в другом случаях клетки оказываются соединенными между собой, во всяком случае они трудно поддаются разъединению механическим путем. Электронно-плотный тонкий слой, который мы называем дополнительным, довольно хорошо выражен у видов I группы, из видов III группы у *Ch. pinguideum* и отсутствует у видов II группы и *Ch. novaeangliae* из III группы видов. Этот слой, очевидно, является промежуточным между внутренним и наружным. Внутренний слой фибриллярный, причем фибриллы в оболочке *Ch. novaeangliae* гораздо крупнее, чем у других видов. Внутренний слой оболочки видов II группы отличается от аналогичного слоя других видов. По-видимому, это обусловлено либо размерами фибрилл, либо характером их упаковки.

Электронно-плотные структуры, подобные обнаруженным нами под оболочкой зооспор *Ch. ellipsoideum*, *Ch. pulchrum*, *Ch. minutum*, *Ch. pinguideum*, были описаны у *Heteromastix angulata* (Mattox, Steward, 1977) как «поверхностный пиреноид» (superficial pyrenoid). По нашим наблюдениям, у этого образования нет определенной локализации ни по отношению к пиреноиду, ни к другой клеточной структуре.

Клетки всех исследованных нами видов содержат много вакуолей, очевидно, различных по происхождению, составу содержимого и функциям. Среди них в первую очередь следует отметить вакуоли, заполненные в той или иной мере осмиофильным веществом. По виду они очень напоминают вакуоли в клетках родов *Coccomyxa* (Peveling, Gallum, 1976) и *Scenedesmus* (Charles, Eyden, 1978), содержимое которых, как полагают, имеет полифосфатную природу. Почти у всех изученных нами видов хлорококка встречаются вакуоли с кольцевидными мембранными структурами. Подобные вакуоли отмечены у многих зеленых водорослей (Hori, Ueda, 1967; Turner, Friedman, 1974).

Как известно, стигма функционально связана с хлоропластом и со жгутиковым аппаратом. Стигма у всех видов рода *Chlorococcum* различна по величине, располагается на переднем конце клетки в периферической части хлоропласта около самой его оболочки. Она состоит из электронно-плотных глобул, число и размеры которых могут быть различны у видов этого рода, причем у 17 исследованных видов глобулы расположены в один ряд и лишь у *Ch. macrostigmatum* — в два ряда. Подобного рода стигмы присущи, как правило, представителям отдела *Chlorophyta* (Седова, 1977).

В результате проведенных нами исследований: 1) описаны 3 типа строения пиреноида у хлорококка; 2) уточнены детали организации клеточной оболочки у 3 видов и впервые описано строение клеточной оболочки у 15 видов; 3) у трех видов описаны специфические плотные осмиофильные структуры под оболочкой зооспор; 4) установлены различия в строении стигмы.

ЛИТЕРАТУРА

Владимирова М. Г. К изучению функциональной роли пиреноида в клетке хлореллы. — В кн.: Электронная микроскопия в ботанических исследованиях. Матер. к III Всес. симп. по применению электронной микроскопии в ботанических исследованиях. Петрозаводск, 1974, с. 134 —137. — *Владимирова М. Г., Семененко В. Е.* Выявление локализации рибулозобисфосфаткарбоксилазы в пиреноидах одноклеточных водорослей цитоиммунофлуоресцентным методом. — Физиол. раст., 1982, т. 29, вып. 5, с. 941—950. — *Седова Т. В.* Пиреноид, его строение и функция. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 9, с. 1345—1356. — *Седова Т. В.* Основы цитологии водорослей. Л.: Наука, 1977. 172 с. — *Archibald P. A., Bold H. C.* The genus *Chlorococcum* Meneghini. — Phycol. Studies, 1970, XI, Univ. Texas Publ., N 7015, p. 7—87. — *Bisalputra T., Weier T. E.* The pyrenoid of *Scenedesmus quadricauda.* — Amer. J. Bot., 1964, vol. 51, N 8, p. 888—899. — *Bold H. C.* Life history and cell structure of *Chlorococcum infusionum.* — Bul. Tor. Bot. Club, 1930, vol. 57, N 9, p. 577—604. — *Brown R. M., Bold H. C.* Comparative studies of the algal genera *Tetracystis* and *Chlorococcum.* — Phycol. Studies, 1964, V, Univ. Texas Publ., N 6417, p. 7—108. — *Brown R. M., McLean R. J.* New taxonomic criteria in classification of *Chlorococcum* species. II. Pyrenoid fine structure. — J. Phycol., 1969, vol. 5, N 2, p. 114—118. — *Charles J. P., Eyden P.* An ultrastructural description of *Scenedesmus obliquus* with special reference to plasmalemma-associated bodies and cytoplasmic vacuoles. — Protistologica, 1978, vol. 14, fasc. 3, p. 313—318. — *Dea-*

son T. R. Some observations on the fine structure of vegetative and dividing cell of *Chlorococcum echinozygotum* Starr. — J. Phycol., 1965, vol. 1, N 3, p. 97—102. — *Deason T. R.* Cell wall structure and composition as taxonomic characters in the coccoid *Chlorophyceae*. — J. Phycol., 1983, vol. 19, N 2, p. 248—251. — *Deason T. R., Schnepf E.* Fine structure of *Nautococcus mammilatus* (*Chlorococcales, Chlorophyceae*) a coccoid alga with tomentose cell walls.— J. Phycol., 1977, vol. 13, N 3, p. 218—224. — *Denniston R. H.* The growth and organization of the starch grain. — Trans. Wisconsin. Acad. Sci., Arts a. Letters, 1907, vol. 15, N 2, p. 664—708. — *Ettl H.* Die neue Klasse *Chlamidophyceae*, eine natürlich Gruppe der Grünalgen (*Chlorophyta*). — Plant Syst. and Evol., 1981, vol. 137, N 1—2, p. 107—126. — *Griffiths D. J.* The pyrenoid. — Bot. Rev., 1970, vol. 36, N 1, p. 29—58. — *Griffiths D. J.* The pyrenoid and its role in algal metabolism. — Sci. Progr., 1980, vol. 66, N 264, p. 537—553. — *Holdsworth R. H.* The isolation and partial characterization of the pyrenoid protein of *Eremosphaera viridis*. — J. Cell Biol., 1971, vol. 51, p. 499—512. — *Hori T.* Ultrastructure of the pyrenoid of *Monostroma* (*Chlorophyceae*) and related genera. — In: Contributions to the systematics of benthic marine algae of the North Pacific. Japan, 1972, p. 17—32. — *Hori T., Norris R., Chihara M.* Studies on the ultrastructure and taxonomy of the genus *Tetraselmis* (*Prasinophyceae*). I. Subgenus *Tetraselmis*. — Bot. Mag. Tokyo, 1982, vol. 95, N 1037, p. 49—61. — *Hori T., Ueda R.* Electron microscope studies on the fine structure of plastids siphonal green algae with special referense to their phylogenetic relationships. — The Science Report of the Tokyo Kyoiku Daigaku, Sec. B., 1967, vol. 12, N 187, p. 225—244. — *Komárek J.* The ultrastructure of the cell wall in the genus *Scenedesmus*. — An. Report. Lab. Algol., Trĕbon, 1970, p. 29—34. — *Mattox K. R., Steward K. D.* Cell division in the scaly green flagellate *Heteromastrix angulata* and its bearing on the origin of *Chlorophyceae*. — Amer. J. Bot., 1977, vol. 64, N 8, p. 931—945. — *Melkonian M.* Motile cell ultrastructure in green algae absolute configuration and phylogenetic implications. — J. Phycol., 1982, vol. 18 (suppl.), p. 432. — *Melkonian M., Preisig H. R.* Ultrastructure of the flagellar apparatus in the green flagellate *Spermatozopsis similis*. — Plant Syst. and Evol., 1984, vol. 146, N 3—4, p. 145—162. — *Miller D. H.* Cell wall chemistry and ultrastructure of *Chlorococcum oleofaciens* (*Chlorophyceae*). — J. Phycol., 1978, vol. 14, N 2, p. 189—194. — *Moestrup Ø.* Flagellar structure in algae. — Phycologia, 1982, vol. 21, N 4, p. 427—528. — *Peveling E., Gallum M.* Elektron microscopy of *Coccomyxa* Schmidle. — New Phytol., 1976, vol. 77, N 3, p. 713—718. — *Starr R. C.* The culture collection of algae of Texas at Austin. — J. Phycol., 1978, vol. 14 (suppl.), p. 47—100. — *Turner J. B., Friedmann E. J.* Fine structure of capitular filaments in the coenocytic green alga *Penicillus*. — J. Phycol., 1974, vol. 10, N 2, p. 125—134.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград.

Получено 30 VII 1985.

SUMMARY

Ultrastructural investigation of 18 species of *Chlorococcum* have revealed differencies in the structure of the pyrenoid and the cell wall. Three ultrastructural types of the pyrenoid are distinguished: 1 — for 14 species, 2 and 3 — each one for 2 species. The zoospore cell wall usually consists of two layers with the exception of one species. In the course of cell development the third fibrillar layer appears under the wall. Individual structural features have also been observed in some species.

ТОМ 71 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1986, № 11

УДК 581.16 : 582.594.2

Г. Г. Шевцова, Т. Б. Батыгина, А. Н. Лаврентьева

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ СИСТЕМЫ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ ОРХИДНЫХ НА ПРИМЕРЕ *CYMBIDIUM HYBRIDUM* (*ORCHIDACEAE*)

G. G. SHEVTSOVA, T. B. BATYGINA, A. N. LAVRENTIYEVA. SOME ASPECTS OF THE REPRODUCTIVE SYSTEM IN THE ORCHIDS WITH SPECIAL REFERENCE TO *CYMBIDIUM HYBRIDUM* (*ORCHIDACEAE*)

На примере развития различных репродуктивных структур рода *Cymbidium* в культуре in vitro показана смена путей морфогенеза, имеющих место в системе воспроизведения орхидных. Переход от полового к бесполому (вегетативному) способу размножения осуществляется в ходе их послесеменного развития и может быть представлен различными вариантами морфогенеза. Независимо от типа структуры (генеративная или вегетативная) и способа воспроизведения (половое или бесполое) процесс морфогенеза как в естественных условиях, так и in vitro протекает с метаморфозом, проявляющимся в образовании на начальных этапах развития своеобразного проростка — протокорма. Цитоэмбриологическое исследование, показало идентичность морфологического и анатомического строения протокормов в системе полового и бесполого воспроизведения *Cymbidium*.

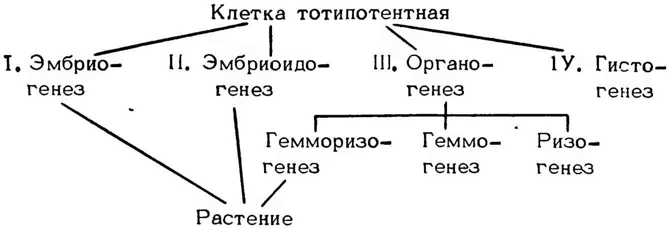
Изучение основных этапов гисто- и органогенеза в процессе морфогенеза вегетативных структур *Cymbidium* показало их сходство, выражающееся в формировании протокормов. Появление данной структуры — необходимый этап для осуществления перехода от полового к бесполому способу размножения в системе воспроизведения у представителей такой высокоспециализированной группы покрытосеменных растений, как орхидные.

Система воспроизведения у орхидных представлена половым и бесполым размножением и характеризуется рядом особенностей. Одной из них является тенденция различных структур орхидного растения к вегетативному размножению, осуществляющаяся на разных этапах онтогенеза и обусловливающая систему надежности воспроизведения. Выявление закономерностей перехода от полового к бесполому размножению у такой уникальной группы растений непосредственно связано с вопросами морфогенеза. Одна из наиболее важных проблем морфогенеза — вопрос о потенциях отдельных клеток, тканей и органов растительного организма и путях морфогенеза. Теоретически можно предположить, что все клетки растительного организма тотипотентны, т. е. обладают способностью полностью реализовать генетическую программу развития с образованием целого растения. Тотипотентность соматических клеток обусловлена присущей всем клеткам высших организмов способностью полного сохранения ими генетической программы развития, свойственной данному организму. Эта способность позволяет индуцировать активность клеток различных тканей (их дедифференциацию) с последующей дифференциацией стеблевого и корневого апексов или эмбриоидной структуры. Однако, как показывают экспериментальные данные, в культуре in vitro свойство тотипотентности клеток разных видов, а также клеток разных тканей проявляется в неодинаковой степени (Бутенко, 1964; Withner, 1974; Rao, 1977; Батыгина, 1978; Батыгина, Васильева, 1979; Батыгина, Бутенко, 1981; Batygina, 1984, и др.). Различной степенью тотипотентности клеток определяется и их различие в поведении, т. е. в путях морфогенеза.

Для выявления морфогенетических потенций различных структур и изучения дифференциации клеток как основы морфогенеза широкое распространение получил метод культуры изолированных клеток, тканей и органов. Предполагается, что процессы, происходящие in vitro независимо от структуры (генеративные или вегетативные), пути воспроизведения (половое или бесполое) и условий роста, могут осуществляться следующими четырьмя самостоятельными путями: эмбриогенезом, эмбриоидогенезом, органогенезом и гистогенезом, не считая аномалий (см. схему I).

Схема I

Пути морфогенеза в системе воспроизведения растений in vivo и in vitro (Batygina, 1984)



При этом, как оказалось, половое и бесполое воспроизведение осуществляется только тремя из них. И в естественных условиях, и in vitro половое воспроизведение идет только одним путем — эмбриогенезом, бесполое — двумя путями — эмбриоидогенезом и органогенезом. Анализ литературных данных показал, что а) растения, размножение которых происходит только половым способом, осуществляют его посредством эмбриогенеза; б) растения, размножение которых происходит и половым, и бесполым способами, могут осуществлять его всеми тремя путями морфогенеза; в) растения, размножение которых происходит только бесполым способом, осуществляют его посредством как эмбриоидогенеза, так и органогенеза.

Однако оказалось, что у некоторых групп растений (орхидеи, пионы, паразитные растения и др.) для воспроизведения потомства в процессе эволюции выработалась определенная система сменяющих друг друга путей морфогенеза. При этом изменение пути морфогенеза, а точнее переход с одного пути на другой может происходить на самых разных этапах онтогенеза, иногда уже на самых ранних (зиготогенез, эмбриогенез).

Анализ литературных и собственных экспериментальных данных показал, что размножение орхидных может осуществляться половым и бесполым способами. Половое воспроизведение орхидных, и в частности у *Cymbidium*, осуществляется путем эмбриогенеза, протекающего очень своеобразно, что обусловлено наличием недифференцированного на органы зародыша и специфическим послесеменным его развитием (Rao, 1977; Черевченко и др., 1982; Батыгина, Шевцова, 1985, и др.). Вегетативное размножение у орхидных представлено эмбриоидогенезом и органогенезом (Swamy, 1943, 1948; Morel, 1974; Батыгина, Васильева, 1980; Batygina, Vasilyeva, 1983).

Большой интерес к проблеме морфогенеза орхидных обусловливается разработкой эффективных методов их массового размножения. Особое внимание уделяется микроклональному размножению тропических орхидей, и в частности *Cymbidium*, в связи с широким внедрением его в промышленное цветоводство (Morel, 1963, 1964, 1965; Steward, Mapes, 1971; Лаврентьева, 1980, 1983, 1985; Черевченко и др., 1982, и др.). Все исследования в этом направлении тесно связаны с теоретическими разработками в области экспериментального морфогенеза (Бутенко, 1975). Теоретический и практический интерес представляют выявление морфогенетических потенций и механизмов дифференциации клеток, изучение путей морфогенеза in vivo и их сходства с таковыми in vitro.

Для решения поставленных задач необходимо применение системного подхода (Батыгина, Васильева, 1983), который осуществим при условии совместного использования описательного и экспериментального методов исследования.

Целью данной работы явилось изучение путей морфогенеза в процессе вегетативного воспроизведения *Cymbidium*, а также выявление особенностей гистологической дифференциации и органогенеза методом культуры in vitro.

Материал и методика

Материал для исследования был любезно предоставлен сотрудниками отдела закрытого грунта Центрального республиканского ботанического сада АН УССР (г. Киев) и ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (г. Ленинград).

В качестве исходного материала для выделения эксплантатов использовали молодые побеги длиной 8—12 см и разновозрастные туберидии. Для культивирования из молодых побегов выделяли эксплантаты размером 100 (апикальная меристема) и 300 мкм (апекс с 2 листовыми примордиями). Из туберидиев выделяли целые почки размером от 4 до 5 мм. Размеры эксплантатов контролировали окуляр-микрометром. Для выделения использовали анатомические и глазные ланцеты, скальпели, иглы, лезвия бритв, закрепленные в специальных держателях.

Для стерилизации исходного материала применяли следующий режим: отделенные от материнского растения туберидии очищали от листьев и их остатков, тщательно промывали щеткой в мыльной воде, после чего ополаскивали чистой водой. В боксе растительный материал последовательно помещали в 96°-ный спирт на 1—2 мин, 0.1 %-ный диоцид на 8—10 мин, а затем промывали в четырех порциях стерильной дистиллированной воды по 10—15 мин в каждой.

В качестве основной питательной среды в опытах использовали среду, которая включала минеральные соли по Мурасиге—Скугу (Muraschige, Scoog, 1962), витамины по Уайту, 2 %-ную сахарозу, 0.6—0.7 %-ный агар, а также мезоинозит (100 мг/л), гидролизат казеина (100 мг/л), кинетин (0.2 мг/л), ИУК (1 мг/л) и аденин (1 мг/л).

Готовую питательную среду разливали по 25 мл в пробирки объемом 50 мл и по 100 мл в колбы объемом 250 мл и автоклавировали при 0.8 атм в течение 30 мин. Посадку производили в боксе в стерильных условиях.

В работе применяли следующий режим выращивания: пробирки и колбы с эксплантатами помещали в холодильную камеру при температуре от 2 до 6 °С на сутки, после чего переставляли в световой термостат с температурой 25—26° и интенсивностью освещения 2500—3000 лк.

В период культивирования наблюдали за развитием эксплантатов. Один раз в 7 дней проводили фиксацию материала. В качестве фиксатора использовали смесь FAA. Для изучения процессов дифференциации морфологических структур приготовляли постоянные препараты по обычно применяемой цитологической методике (Паушева, 1980) с окраской реактивом Шиффа (по Фёльгену), с подкраской гематоксилином Эрлиха и алциановым синим. Развитие эксплантатов изучали также на живом материале под бинокулярной лупой МБС-I.

Результаты исследования

В результате проведенных исследований по развитию эксплантатов, выделенных из молодых побегов, а также спящих почек разновозрастных туберидиев в культуре in vitro был выявлен ряд интересных особенностей и закономерностей в процессе дифференциации данных структур. Сравнительный анализ показал различное поведение эксплантатов в условиях in vitro, зависящее в первую очередь от их размеров. Данным фактором определяется как скорость пролиферации эксплантата, так и его способность к морфогенезу (органогенезу) (табл. 1).

Первые признаки роста и развития эксплантатов размером около 100 мкм проявляются через 1.5—2 мес после начала культивирования. В этот период отмечаются увеличение их размеров, изменение формы и цвета, наблюдается формирование протокормов ярко-зеленого цвета. Как показал проведенный цитоэмбриологический контроль, увеличение размеров и изменение формы эксплантатов связаны с началом неорганизованных клеточных делений, приводящих к необходимому увеличению массы клеток. После достижения протокормом определенной для каждого вида «критической массы» (Батыгина, Васильева, 1980) образуется меристематический очаг, из которого впоследствии

ТАБЛИЦА 1

Влияние размера эксплантата на скорость пролиферации и выход протокормов

Размер эксплантата, мкм	Число эксплантатов	Начало развития, дни	Состояние эксплантатов, %			
			живые без признаков роста	увеличение размеров	образование протокормов	образование побегов
100	20	45—60	75	5	20	—
300	35	15—20	43	3	54	—
500	35	10—15	6	—	94	—
3000—4000	20	10—15	1	4	79	16

формируется определенного размера почка. На протокорме, превышающем по своему размеру «критическую массу», могут закладываться дополнительные меристематические центры, дающие при последующем развитии конгломераты из множества протокормов (см. таблицу на вклейке и схему *II*). Протокормы по своему генезису очень сходны с каллусом, получаемым в культуре in vitro из соматических клеток различных покрытосеменных, а развитие на них почек и корней сходно с процессом органогенеза на каллусе. Однако следует отметить довольно низкую способность таких эксплантатов к органогенезу. Некоторое увеличение размеров (без дальнейшего роста) отмечается у 25 % от их общего числа, а протокормы образуют всего лишь 20 % эксплантатов.

Начало роста и развития эксплантатов размером около 300 мкм (апекс с 2 листовыми примордиями) отмечается гораздо раньше — на 15—20-й день после помещения их на питательную среду. Способность к дальнейшему развитию сохраняют 54 % от их общего количества, а 46 % не проявляют признаков роста, оставаясь при этом жизнеспособными еще в течение 1.5—2 мес, после чего они начинают дегенерировать. На ранних этапах развития отмечаются набухание эксплантатов, а затем формирование протокормоподобных образований (см. таблицу, *1—3*). Происходящие при этом процессы гисто- и органогенеза в целом сходны с таковыми у эксплантатов размером около 100 мкм.

Наиболее выраженной способностью к морфогенезу обладают эксплантаты размером около 500 мкм (апекс с 3—4 листовыми примордиями). Первые признаки роста и развития наблюдаются уже на 7—10-й день от начала культивирования. В этот период отмечаются увеличение эксплантатов и возникновение в их основании круглых выпуклых образований. Появление данных морфологических признаков является результатом определенных гистологических преобразований. Как показали проведенные исследования, в это время в основании эксплантата наблюдается формирование меристематических центров, дающих впоследствии ряд протокормов (см. таблицу, *1*, *5*, *6*). Дополнительные меристематические центры могут также возникать в основании листовых примордиев как на внешней, так и на внутренней их поверхностях (см. таблицу, *1*, *5*). Апикальная меристема эксплантата в большинстве случаев прекращает свою органогенную деятельность, и новые листовые примордии не образуются. Однако иногда отмечается возобновление ее функциональной активности, в этом случае наблюдается образование непосредственно побега без формирования протокорма (см. таблицу, *7*).

Результаты проведенных опытов по выращиванию в культуре in vitro эксплантатов *Cymbidium* показали идентичность процессов морфогенеза независимо от их размера. Во всех случаях отмечался один путь развития эксплантатов — органогенез, сходный с таковым in situ.

Интересные результаты получены при культивировании на искусственной питательной среде целых спящих почек со снятыми верхними кроющими чешуями, выделенных из разных ярусов туберидиев.

Морфогенетические потенции почек определяются не только размером эксплантата, но и его положением на туберидии (табл. 2).

Наибольшей способностью к морфогенезу характеризуются спящие почки нижнего яруса туберидия. Их развитие сопровождается образованием ряда блестящих молочно-белых, а впоследствии ярко-зеленых бугорков, которые как бы опоясывают почку по окружности. Их появление коррелирует с началом

Схема 11

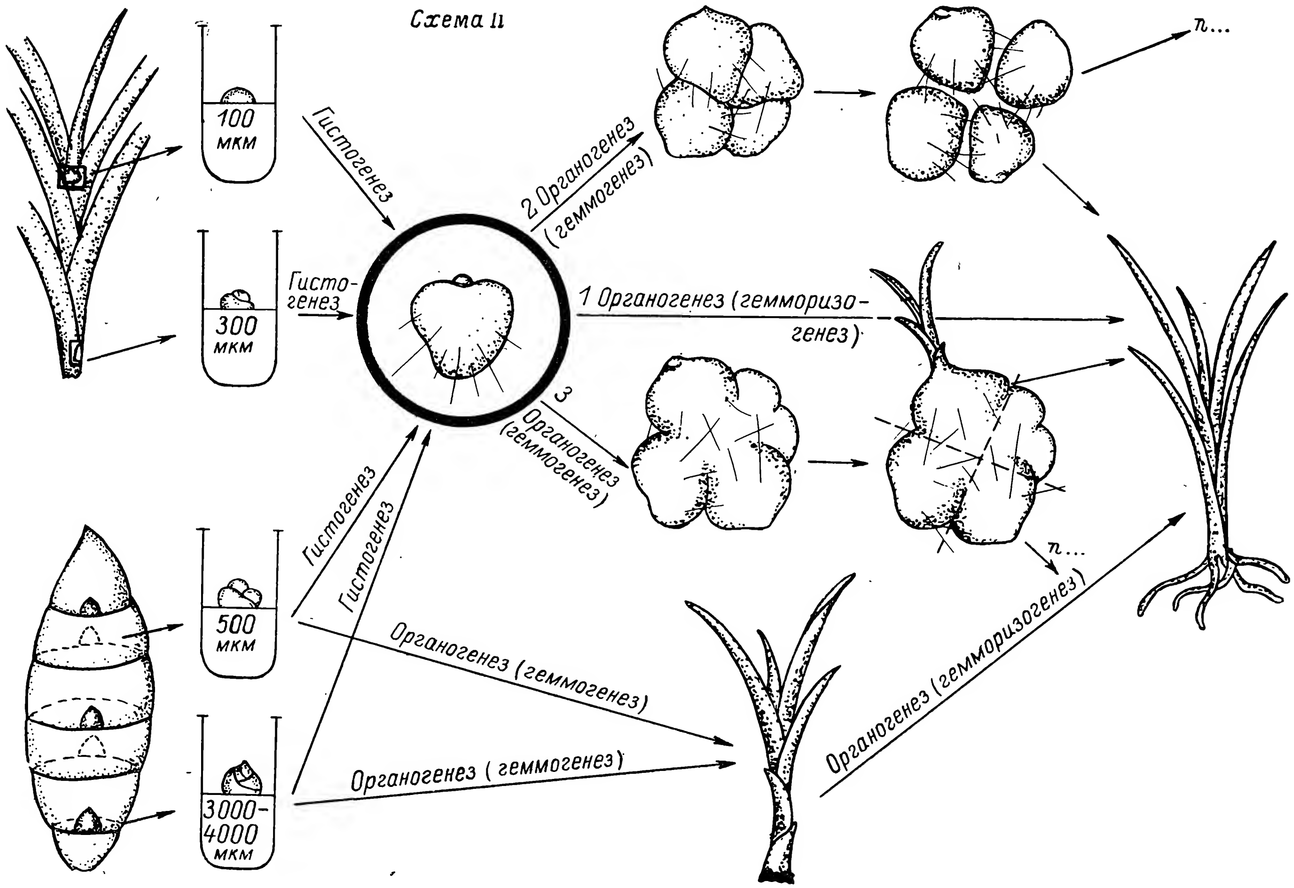

100 мкм
300 мкм
500 мкм
3000-4000 мкм
Гистогенез
Гисто-генез
Гистогенез
Гистогенез
2 Органогенез (геммогенез)
1 Органогенез (гемморизогенез)
3 Органогенез (геммогенез)
n...
n...
Органогенез (геммогенез)
Органогенез (геммогенез)
Органогенез (гемморизогенез)

ТАБЛИЦА 2

Зависимость поведения спящих почек от положения их на туберидии.

Ярус туберидия	Число эксплантатов	Начало развития, дни	Состояние эксплантатов, %		
			увеличение размеров	образование протокормов	образование растений и побегов
Верхний	10	10—15	40	60	—
Средний	10	10—15	20	60	20
Нижний	10	10—15	10	70	20

деятельности дополнительных меристематических центров, возникающих в основании листовых примордиев и нижележащей паренхимной ткани. В этих центрах клетки мелкие, слабовакуолизированные, с густой цитоплазмой и крупными ярко окрашиваемыми ядрами (см. таблицу, *1*, *8*, *9*). В дальнейшем, в результате активных клеточных делений, происходит заметное увеличение размеров бугорков. Они приобретают форму, характерную для протокормов *Cymbidium*, становятся ярко-зелеными. По достижении протокормами «критической массы» на них начинается органогенез. В отдельных случаях наблюдается пролиферация эксплантата, в результате чего появляется побег. В случае образования побега формирование протокормов не происходит.

Несколько иначе развиваются в культуре in vitro спящие почки среднего яруса туберидия. Возникновение меристематических центров отмечается лишь в основании листовых примордиев, иногда только с одной стороны, в результате чего почка может приобретать асимметричную форму (см. таблицу, *10*, *11*). Деятельность апекса побега, как правило, прекращается, но иногда может возобновляться. В этих случаях происходит развитие побега, причем в его основании можно наблюдать образование нескольких протокормов.

Почки, выделенные из верхнего яруса туберидия, во всех случаях формировали только протокормы. Наиболее высокой способностью к морфогенезу обладают почки нижнего и среднего ярусов по сравнению с почками верхнего яруса. Однако при этом все они в культуре in vitro развиваются только по одному пути морфогенеза — органогенезу. Способность же почек нижнего и среднего ярусов образовывать непосредственно побеги определяется, по-видимому, как состоянием апикальной меристемы, так и различной емкостью почек. Показатель емкости почки характеризуется числом зачатков органов в ней и колеблется у *Cymbidium* в зависимости от положения почки на побеге. Так, почки нижнего яруса имеют обычно 8—10 листовых зачатков, среднего — 4—6 и меристему большого объема, обладающую высокой способностью к органогенной деятельности. Число листовых зачатков почек верхнего яруса может ограничиваться двумя. По данным одного из авторов статьи (Лаврентьева, 1985), терминальные почки отмирающих туберидиев и вегетирующих побегов *Cymbidium* имеют апикальные меристемы, утратившие способность к заложению листовых зачатков. Таким образом, побегообразование эксплантата, вероятно, определяется также «критической массой» апикальной меристемы в момент его выделения.

Заметное влияние на процессы морфогенеза оказывает то, в какое время года отобран эксплантат. Так, почки, изолированные в осенне-зимний период, начинали проявлять признаки роста лишь через 1.5 мес после помещения на питательную среду, в то время как почки, выделенные в весенний период, через 2—3 недели уже образуют протокорм. Указанное различие способности почек к морфогенезу, вероятно, определяется особенностями протекания физиологических процессов и гормональной деятельностью растения. Активизация всех физиологических процессов в растении в весенний период, по мнению Т. К. Майко и Т. М. Черевченко (1981), объясняется увеличением содержания ауксинов в апикальной меристеме, вызванным интенсивным отрастанием молодых побегов в этот период.

Полученные результаты показали ярко выраженную способность протокормов к вегетативному размножению. Именно на этом свойстве основано клональное микроразмножение орхидей в культуре in vitro (Morel, 1963, 1965, 1974;

Steward, Mapes, 1971; Черевченко и др., 1982; Лаврентьева, Черевченко, 1983, и др.). Вегетативное размножение протокормов может происходить несколькими путями. Как показали литературные и собственные данные, в культуре in vitro имеет место образование либо «многовершинных» протокормов, либо множества протокормов, имеющих по одной точке роста. Проведенный нами цитоэмбриологический контроль показал, что в первом случае формируется единая система с несколькими точками роста, являющаяся результатом закладки и дальнейшего развития множества меристематических центров. Данный процесс имеет место, когда образующийся протокорм превышает по размеру «критическую» для своего вида массу (Батыгина, Васильева, 1980, 1983). Разделив такую структуру на несколько частей соответственно числу апексов побегов и поместив каждую на питательную среду, можно в зависимости от создаваемых условий получить растение, несколько отдельных протокормов с единственной точкой роста или протокорм с несколькими точками роста. Если подобное образование не разделять, то на определенном этапе развития (дифференциация листовых примордиев) преобладающим становится рост одного апекса побега, а остальные остаются в состоянии покоя как резервные. Во втором случае, встречающемся наиболее часто, происходит формирование групп протокормов, соединенных между собой базальной частью. Связующие клетки омертвевшие, и каждый протокорм представляет собой самостоятельную систему. При слабом механическом воздействии такие группы протокормов легко распадаются на отдельные составляющие. В дальнейшем каждый протокорм может дать либо растение, либо протокорм с несколькими точками роста, либо вновь такие же группы протокормов (см. схему II).

Высокая степень тотипотентности клеток *Cymbidium* подтверждается также способностью к морфогенезу не только целых протокормов, но и их частей. Если протокорм разрезать на диски толщиной 1—1.5 мм и каждый поместить на питательную среду, то уже через 6—7 дней на них наблюдается формирование новых протокормов. На каждом диске могут вырасти 2—3 и более протокормов. Необходимо отметить, что диски толщиной менее 1 мм некоторое время оставались жизнеспособными, затем дегенерировали, не образуя протокормов. По-видимому, необходима определенная «критическая масса» клеток, способных к возобновлению меристематической деятельности и последующему морфогенезу.

Как показали микроскопические исследования, появление протокормов связано с деятельностью клеток субэпидермального слоя (Morel, 1974). По данным некоторых исследователей (Nagl, Rucker, 1972), возникновение меристематических центров в субэпидермальном слое протокорма связано с очень сильной эндополиидизацией и непропорциональным увеличением содержания ДНК в ядрах глубже лежащих слоев клеток, что препятствует их делению. Таким образом, деление клеток в этих эксплантатах ограничивается внешними слоями клеток.

Через 7—10 дней после помещения дисков протокормов на питательную среду в субэпидермальных слоях появляются группы активно делящихся клеток, впоследствии образующих протокормы (см. таблицу, *12*, *13*). Интересным является тот факт, что протокормы активно формируются как срединными, так и краевыми дисками у *Cymbidium*, в то время как у *Dactylorhiza maculata* все диски, за исключением самого верхнего (с дифференцированным апексом побега), через 2—2.5 недели дегенерируют. Верхний, как правило, дает проросток, в основании которого иногда может образовываться несколько протокормов. Вероятно, способность к вегетативному размножению является видоспецифичной и определяется условиями, в которых шло развитие таксона.

Обсуждение

Анализ литературных данных и собственные наблюдения по культивированию репродуктивных структур *Cymbidium* на искусственной питательной среде в условиях in vitro показали высокую степень тотипотентности их клеток, обусловливающую способность эксплантатов к морфогенезу.

Высокая степень тотипотентности клеток представителей сем. *Orchidaceae*, и в частности *Cymbidium*, проявляется в образовании специфической структуры, называемой протокормом. Термин «протокорм» по отношению к орхидным был впервые употреблен N. Bernard (1898) при описании развития зародыша. Несколько позже также была названа структура, формирующаяся при культивировании верхушек побега орхидей и внешне идентичная протокорму (Morel, 1964, 1965). Согласно G. Morel (1974), протокорм представляет собой соматический зародыш, развивающийся из клеток эпидермальных и субэпидермальных слоев культивируемых эксплантатов. Однако, как показали некоторые исследователи (Батыгина и др., 1978), образование соматических зародышей осуществляется определенным специфическим путем морфогенеза — эмбриоидогенезом, отличным от процесса гемморизогенеза, имеющего место в протокорме. Работами эмбриологов (Батыгина, Васильева, 1980, 1983; Batygina, Vasilyeva, 1983) было подтверждено, что протокорм является своеобразной начальной формой послесеменного развития спорофита, имеющего тенденцию к вегетативному размножению.

Проведенные исследования доказали, что независимо от типа структуры (генеративной или вегетативной) и способа воспроизведения (полового или бесполого) процесс морфогенеза как в естественных условиях, так и в культуре in vitro протекает с образованием протокорма. Микроскопические исследования подтвердили идентичность процессов гисто- и органогенеза, имеющих место в ходе морфогенеза различных репродуктивных структур в системе полового и вегетативного воспроизведения *Cymbidium*. И в том, и в другом случаях протокорм представляет собой округлое, различное по величине и форме образование, состоящее из однородных паренхимных клеток. Впоследствии в нем выделяются две зоны: апикальная, представленная активно делящимися меристематическими клетками, и базальная, состоящая из более крупных паренхимных клеток, содержащих большое количество крахмала и выполняющая запасающую функцию. По достижении протокормом определенной «критической массы» на нем начинается органогенез. В апикальной зоне эндогенно дифференцируется апекс будущего побега. Одновременно дифференцируется прокамбиальный тяж. Несколько позже адвентивно и эндогенно начинает формироваться апекс корня. Все это еще раз позволяет подчеркнуть, что протокорм — это не что иное, как своеобразная начальная форма проростка, характерная для представителей данного семейства.

Экспериментальные и литературные данные позволяют считать, что основные типы морфогенеза при воссоздании целого растения в естественных условиях и in vitro едины. Осуществление конкретного пути морфогенеза (эмбриогенез, эмбриоидогенез, органогенез) в культуре in vitro определяется видовыми особенностями растения и условиями выращивания. Как показали полученные результаты, развитие в культуре in vitro различных вегетативных структур *Cymbidium* происходит единственным путем морфогенеза — органогенезом.

Формирование в системе воспроизведения орхидных таких своеобразных структур, как протокормы, туберидии и т. п., вероятно, можно рассматривать как «вставки», обеспечивающие возможность перехода к вегетативному способу размножения. Следует отметить, что способность к вегетативному размножению у орхидных проявляется на разных этапах онтогенеза, начиная с самых ранних (со стадии зиготы). Мы имеем в виду явление монозиготической, или расщепленной, полиэмбрионии, довольно распространенное среди представителей сем. *Orchidaceae*. Так называемая расщепленная полиэмбриония у орхидных представлена различными формами и встречается на различных этапах развития зародыша. Например, у орхидеи *Eulophea epidendraea* B. Swamy (1943) описывает несколько вариантов развития: в первом зигота делится неправильно, образуя массу клеток, из которых клетки, расположенные ближе к халазальному концу, растут одновременно и дают начало многочисленным эмбриоидам (рис. 1, *а*); во втором образование эмбриоидов наблюдают на более поздних этапах развития зародыша (рис. 1, *б*, *в*). Таким образом, в процессе воспроизведения орхидей, у которых при развитии зародыша отмечается монозиготическая полиэмбриония, происходит последовательная смена эмбриогенеза эмбриоидогенезом и затем — гемморизогенезом. Дополнительные зародыши (эмб-

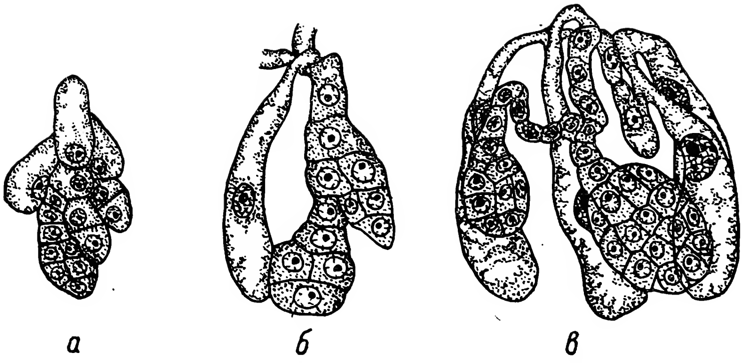


Рис. 1. Полиэмбриония у *Eulophea epidendraea* (*а—в*) (Swamy, 1943).

риоиды) у орхидного растения могут образовываться также из клеток, расположенных вне зародышевого мешка и принадлежащих либо нуцеллусу, либо интегументу. Интересный тип развития эмбриоидов из клеток нуцеллуса отмечен у *Nigritella nigra* (Afzelius, 1928, 1932; цит. по: Магешвари, 1954). Как и у других представителей данного семейства, у *N. nigra* нуцеллус редуцирован до одного слоя клеток, окружающих материнскую клетку мегаспор (рис. 2, *а*). Последняя, делясь, образует 3—4 дочерние, из которых халазальная остается жизнеспособной и переходит к образованию зародышевого мешка (рис. 2, *б—д*). Его развитие, однако, останавливается на ядерной стадии. Одновременно 1—2 клетки эпидермы нуцеллуса увеличиваются в размерах и, делясь, дают начало эмбриоидам, которые лежат вплотную над вершиной зародышевого мешка и охватываются интегументами (рис. 2, *б—г*). У одной из рас орхидей *Spiranthes australis* отмечено развитие эмбриоидов из тканей интегументов (Swamy, 1948). Оплодотворение у этой расы не происходит, клетки же внутреннего слоя внутреннего интегумента дают начало эмбриоидам, из которых некоторые (2—6) могут достигнуть зрелости. В этом случае процесс воспроизведения осуществляется посредством эмбриоидогенеза и органогенеза. В связи с вышеизложенным нуцеллярную и интегументальную полиэмбрионии, по-видимому, следует рассматривать как возможные способы вегетативного размножения, имеющие место в системе воспроизведения орхидных.

У орхидных, в семени которых в результате амфимиксиса (I путь морфогенеза — эмбриогенез) формируется один, как правило, не дифференцированный на органы зародыш, переход к органогенезу (III путь морфогенеза) осуществляется в процессе прорастания семени. Образование протокорма на первых этапах послесеменного развития, представляющего собой каллусоподобную структуру, является необходимым этапом для перехода от полового к бесполому размножению.

Система воспроизведения, связанная с метаморфозом зародыша и сменой путей морфогенеза в процессе онтогенеза, отмечается также и у других групп растений (пионы, паразитные растения и др.). Смена путей морфогенеза у пиона происходит на очень раннем этапе развития спорофита. Процесс эмбриогенеза у пиона заканчивается с образованием ценоцитно-клеточной структуры, после чего начинается становление нового пути морфогенеза — эмбриоидогенеза, который мы рассматриваем как один из способов бесполого размножения. Периферические клетки сформировавшегося «предзародышевого образования» начинают усиленно делиться, благодаря чему возникают меристематические очаги, дающие начало множеству эмбриоидов, из которых, как правило, развивается только один. У другой группы высокоспециализированных покрытосеменных — паразитных растений — послесеменное развитие также происходит с метаморфозом и связано с появлением специфического образования — протосомы. Протосома паразитных, вероятно, функционально сходна с протокормом орхидных и представляет собой каллусоподобную структуру, необходимую для перехода их от полового способа размножения к бесполому (Терехин, Никитичева, 1968; Терехин, 1977).

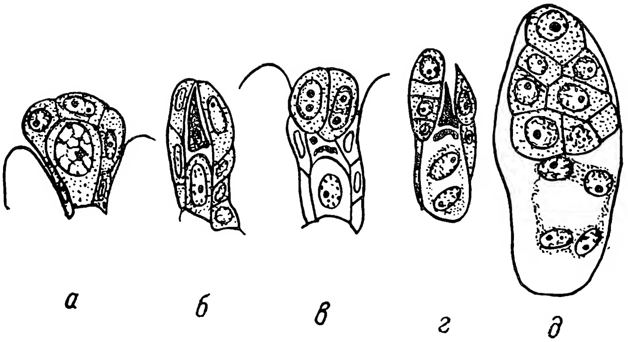


Рис. 2. Адвентивная эмбриония у *Nigritella nigra* (*а—г*) (Afzelius, 1928, цит. по: Магешвари, 1954).

Протокорм у орхидных, протосома у паразитных, «предзародышевое образование» у пионов сходны по своей функции и являются, вероятно, вторичными образованиями, которые появляются в результате выпадения (неотения) различных стадий развития полового зародыша. Именно эти структуры, встречающиеся как у примитивных таксонов (пионы), так и у высокоспециализированных (орхидные, паразитные растения), дают возможность перехода от полового размножения к бесполому и обусловливают многовариантность способов воспроизведения в разных группах растений, на разных уровнях их развития. Наличие данных структур свидетельствует об имеющихся на разных этапах онтогенеза растительного организма резервах для осуществления надежности воспроизведения у покрытосеменных растений.

Благодарим за ценные советы Т. М. Черевченко и А. А. Яценко-Хмелевского.

ЛИТЕРАТУРА

Батыгина Т. Б. О некоторых закономерностях морфогенеза при регенерации растений: Тез. регион. науч. конф. «Теоретические вопросы регенерации растений». Махачкала, 1978, с. 13—14. — *Батыгина Т. Б., Бутенко Р. Г.* Морфологические потенции зародыша покрытосеменных растений (на примере представителей рода *Paeonia* сем. *Paeoniaceae*). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 11, с. 1531—1548. — *Батыгина Т. Б., Васильева В. Е.* Поведение зародышей некоторых покрытосеменных в культуре in vitro. — III Всес. конф. «Культура клеток растений». Абовян: Изд-во АН АрмССР, 1979, с. 129—130. — *Батыгина Т. Б., Васильева В. Е.* Система воспроизведения у орхидных: Тез. докл. Всес. симп. «Охрана и культивирование орхидей». Таллин, 1980, с. 107—110. — *Батыгина Т. Б., Васильева В. Е.* Целесообразность системного подхода к проблеме дифференциации зародыша покрытосеменных растений. — Онтогенез. 1983, т. 14, № 3, с. 304—311. — *Батыгина Т. Б., Васильева В. Е., Маметьева Т. Б.* Проблемы морфогенеза in vivo и in vitro. Эмбриоидогенез у покрытосеменных растений. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 1, с. 87—111. — *Батыгина Т. Б., Шевцова Г. Г.* Метаморфоз в онтогенезе орхидных (на примере *Cymbidium hybridum*). — Бот. журн., 1985, т. 70, № 12, с. 1614—1624. — *Бутенко Р. Г.* Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. М.: Наука, 1964. 272 с. — *Бутенко Р. Г.* Экспериментальный морфогенез и дифференциация в культуре клеток растений. М.: Наука, 1975. 51 с. — *Катаева Н. В., Бутенко Р. Г.* Клональное микроразмножение растений. М.; Наука, 1983. 97 с. — *Лаврентьева А. Н.* Разработка метода клонального размножения цимбидиума: Тез. докл. Всес. симп. «Охрана и культивирование орхидей». Таллин, 1980, с. 122—124. — *Лаврентьева А. Н.* Клональное размножение цимбидиума: Тез. докл. IV Всес. конф. «Культура клеток растений и биотехнология». Кишинев, 1983, с. 131. — *Лаврентьева А. Н.* Оптимизация клонального микроразмножения цимбидиума гибридного в культуре тканей: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев. 1985. 22 с. — *Лаврентьева А. Н., Черевченко Т. М.* Использование различных эксплантатов при микроразмножении *Cymbidium hybridum*: Тез. докл. Всес. симп. «Охрана и культивирование орхидей». Киев, 1983, с. 88—90. — *Магешвари П.* Эмбриология покрытосеменных. М.: Изд-во иностр. лит., 1954. 439 с. — *Майко Т. К., Черевченко Т. М.* Эндогенная регуляция роста цимбидиума гибридного: Тез. докл. I Всес. конф. «Регуляторы роста и развития растений». М., 1981, с. 119. — *Паушева З. П.* Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1980. 287 с. — *Терехин Э. С.* Паразитные цветковые растения. Л.: Наука, 1977. 218 с. — *Терехин Э. С., Никитичева З. И.* Постсеменное развитие паразитных *Angiospertae*. Метаморфоз. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 1, с. 39—57. — *Черевченко Т. М., Кушнир Г. Г., Лаврентьева А. Н. и др.* Методические рекомендации по массовому разведению орхидей. Киев: Изд-во Минжилкомхоз, 1982. 54 с. — *Batygina T. B.* Problems of morphogenesis in situ, in vivo, in vitro. — In: Inter. symp. «Plant tissue and cell culture, application to crop improvement». Olomouc, 1984,

p. 43—56. — *Batygina T. B., Vasilyeva V. E* System of reproduction of *Orchidaceae* (on example of *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó).— In: Fertilization and embryogenesis in ovulated plants. VEDA, Bratislava (Czechoslovakia), 1983, p. 27—33. — *Bernard N.* Sur la germination du *Neottia nidus-avis*. — C. R. Acad. Sci. Paris, 1898, t. 128, p. 1253—1255. — *Champagnat M., Morel G., Chabut P., Cognet A.* Recherches morphologiques et histologiques sur la multiplication végétative de quelques orchidées du genre *Cymbidium*. — Rev. Gen. Bot., 1966, t. 73, p. 706—746. — *Champagnat M., Morel G.* Multiplication végétative des *Cattleya* a partis de bourgeons cultives in vitro. — Soc. Bot. France Mém., 1969, p. 111—132. — *Morel G.* Producing virus-free cymbidiums. — Am. Orchid Soc. Bul., 1960, vol. 29, N 7, p. 495—497. — *Morel G.* La culture in vitro du méristème apical de certaines orchidées. — C. R. Acad. Sci., 1963, t. 256, N 23, p. 4955—4957. — *Morel G.* Tissue culture — a new means of clonal propagation of orchids. — Am. Orchid Soc. Bul., 1964, vol. 33, N 6, p. 473—478. — *Morel G.* Clonal propagation of orchids by meristeme culture. — Cymb. Soc. News, 1965, vol. 20, N 5, p. 3—16. — *Morel G.* Clonal multiplication of orchids. — In: The orchids scientific studies. N. Y., 1974, p. 169—222. — *Muraschige T., Scoog F.* A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue culture. — Physiol. Plant., 1962, vol. 15, N 13, p. 473—497. — *Nagl W., Rucker W.* Beziehungen zwischen Morphogenese und nuklearem DNS Gehalt bei aseptischen Kulturen von *Cymbidium* nach Wuchsstoff Behandlung. — Zs. Pflanzenphysiol., 1972, Bd 67, N 2, S. 112—134. — *Nishimura G.* Comparative morphology of *Cattleya* and *Phalaenopsis* (*Orchidaceae*) seedlings. — Bot. Gaz., 1981, vol. 142, N 3, p. 360—365. — *Rao A. N.* Tissue culture in the orchid industry. — In: Applied and fundamental aspects of plant cell, tissue and organ culture. N. Y., 1977, p. 44—69. — *Steward F. C., Mapes M. O.* Morphogenesis in aseptic cell cultures of *Cymbidium*. — Bot. Gaz., 1971, vol. 132, N 1, p. 65—70. — *Swamy B. G. L.* Gametogenesis and embryogeny of *Eulophea epidendraea* Fischer. — Proc. Nat. Inst. Sci. India, 1943, vol. 9, p. 59—65. — *Swamy B. G. L.* Agamospermy in *Spiranthes cernua*. — Lloydia, 1948, vol. 11, p. 149—162. — *Withner C. L.* The Orchids scientific studies. N. Y., 1974. 648 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Центральный республиканский ботанический сад,
Киев.

Получено 10 II 1986.

SUMMARY

The change in morphogenetic pathways taking place in the reproductive system of orchids has been shown as exemplified by the in vitro development of various reproductive systems of Cymbidium. The transition from sexual to asexual (vegetative) manner of reproduction occurs in the course of their postseminal development and can be represented by different morphogenetic pathways. Irrespective of the structural type (generative or vegetative), the manner of reproduction (sexual or asexual) the morphogenetic process both in natural conditions and in vitro proceeds with metamorphosis. The latter is characterized by the formation of the peculiar seedling, the protocorm, at the early stages of development. Cytoembryological investigation showed the identity of the morphological and anatomical structure of protocorms formed both in sexual and asexual of *Cymbidium* reproduction.

The investigations of the main stages of the histo- and organogenesis in the course of morphogenesis of vegetative structures of *Cymbidium* have revealed their resemblance, which manifest by the formation of protocorms. The formation of this structure is a necessary stage for the transition from sexual to asexual manner of reproduction in the representatives of such highly specialized group of angiosperms as *Orchidaceae* family.

УДК 005 : 582.475.4 : 634.948 (470.1/.25)

С. Г. Самбук

КЛАССИФИКАЦИЯ ЛИШАЙНИКОВЫХ И ЗЕЛЕНОМОШНЫХ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

S. G. SAMBUK. THE CLASSIFICATION OF THE LICHEN AND GREENMOSS PINE FORESTS OF THE NORTH-WEST OF THE EUROPEAN PART OF THE USSR

По 252 геоботаническим описаниям, выполненным в Ленинградской, Псковской, Новгородской областях и в Карельской АССР, выделены 10 растительных ассоциаций: 1. Pinetum cladinosum — сосняк лишайниковый, 2. P. xeroherboso-cladinosum — сосняк сухотравно-лишайниковый, 3. P. callunoso-cladinosum — сосняк вересково-лишайниковый, 4. P. hylocomioso-cladinosum — сосняк зеленомошно-лишайниковый, 5. P. cladinosum saxatilis — сосняк лишайниковый скальный, 6. P. vacciniosum — сосняк брусничный, 7. P. callunosum — сосняк вересковый, 8. P. myrtillosum — сосняк черничный, 9. P. calamagrostidoso arundinaceae-pteridiosum — сосняк лесновейниково-орляковый, 10. P. empetrosum — сосняк вороничный. Первые пять синтаксонов относятся к группе ассоциаций Pineta cladinosa — сосняки лишайниковые, остальные — к P. hylocomiosa — сосняки зеленомошные. Показано, что при классификации бореальных сосновых лесов доминантный подход продолжает оставаться основным, а флористический может использоваться как вспомогательный.

Сосновые леса из *Pinus sylvestris* широко распространены на северо-западе европейской части СССР. Из 6 групп сосновых лесов, выделенных В. Н. Сукачевым (1930) для таежной зоны Русской равнины, в настоящее время на Северо-Западе наиболее часто встречаются следующие: Cladinosa, Hylocomiosa и Sphagnosa. Учитывая экологическую и синтаксономическую близость лишайниковых и зеленомошных сосновых лесов и существование промежуточной группы — лишайниково-зеленомошных сосняков, их анализ целесообразно провести совместно.

Сведения о типологии сосновых лесов данного региона приводятся в ряде работ (Борисова, 1927; Ганешин, 1927; Смирнова, 1928; Ф. В. Самбук, 1930; Цинзерлинг, 1932; Ананова, 1950; Ниценко, 1959, 1960; Василевич, 1961; Дмитриева, 1973, 1979; Федорчук и др., 1974). Наиболее детальную систему классификации разработал А. А. Ниценко (1960). По доминирующим видам нижних ярусов он выделил для Ленинградской обл. около 60 растительных ассоциаций, объединенных в 19 групп. Ниценко (1971) рассматривал ассоциации как низшие, первичные, далее неделимые единицы классификации, а в качестве основных единиц предлагал пользоваться не ими, а группами ассоциаций. Однако отсутствие опубликованных диагнозов и фитоценотических таблиц позволяет только приблизительно отнести геоботанические описания к той или иной группе, выделенной Ниценко.

В противоположность большинству отечественных работ, в которых классификация проводилась на доминантной основе, публикации зарубежных исследователей, сторонников флористического направления в классификации, как правило, иллюстрированы сводными фитоценотическими таблицами, где приводятся постоянство и обилие видов. Это позволяет правильнее понять объем выделенных единиц и соотношение между ними. Так, в незаболоченных сосновых лесах юго-восточной Норвегии I. Kielland-Lund (Dahl e. a., 1967; Kielland-Lund, 1981) выделил 2 ассоциации: Vaccinio—Pinetum boreale Caj. 21 (союз Dicrano—Pinion) и Cladonio—Pinetum boreale K.—L. 67 (союз Phyllodoco—Vaccinion). В первую он включил сосновые и сосново-еловые зеленомошные леса с доминированием в травяно-кустарничковом ярусе черники или брусники, вереска или вороники и лишайниково-зеленомошные сосняки; во вторую — черничные, толокнянковые, щучковые и овечьеовсяницевые варианты лишайниковых сосняков. Эти ассоциации, выделенные на основании сходства видового состава сообществ без учета доминантов, по объему приближаются к группам ассоциаций, принятым в отечественной геоботанике и, на наш взгляд, имеют неоправданно широкий объем. Для территории Польши в пределах союза Dicrano—Pinion W. Matuszkiewicz (1984) выделил 6 ассоциаций сосняков. Все разнообразие лишайниковых, лишайниково-зеленомошных и зеленомошных сосновых лесов укладывается в 3 ассоциации: Empetro nigri—Pinetum, Cladonio—Pinetum и Peucedano—Pinetum. Вместе с тем в работах, посвященных анализу растительности отдельных районов Польши (Wojterski, 1964; Endler, 1979, и др.), показано, что в пределах перечисленных ассоциаций обилие видов и флористический состав варьируют весьма сильно. Так, в варианте *Lerchenfeldia flexuosa* (асс. Empetro nigri—Pinetum субасс. cladonietosum) *Empetrum nigrum* практически отсутствует, а доминируют в травяно-кустарничковом ярусе *Lerchenfeldia flexuosa*, в мохово-лишайниковом — *Cladonia impexa*, *C. sylvatica*, *C. rangiferina*, *Entodon schreberi* и *Dicranum scoparium*. В субасс. ericetosum той же ассоциации лишайников почти нет, луговик извилистый встречается с постоянством II, в травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Empetrum nigrum*, в моховом — *Scleropodium purum*, *Hylocomium splendens* и *Entodon schreberi*. Обильны и постоянные виды окраин болот и заболоченных лесов — *Erica tetralix*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*. Этот пример из работы T. Wojterski (1964) хорошо иллюстрирует сборный, искусственный характер ассоциаций, выделяемых в сосняках на флористической основе.

Ограниченная применимость флористического подхода при классификации бореальных сосновых лесов объясняется их флористической бедностью, связанной с неблагоприятными условиями существования. К жизни на бедных сухих или переувлажненных экотопах сосняков сумело приспособиться ограниченное число видов. У большинства из них экологические амплитуды перекрываются, и виды встречаются в сообществах совместно, а разница в их обилии, смена доминантов, обусловлена различиями в экологических условиях конкретных местообитаний. И только при значительной удаленности по градиенту фактора среды, в контрастных экологических условиях, начинают проявляться флористические различия. В таежной зоне это может иметь место, например, при сравнении коренных сосняков бедных песчаных почв с производными, возникшими на месте ельников и приуроченных поэтому к более плодородным почвам.

Из сказанного следует, что доминантный подход продолжает оставаться основным при классификации бореальных сосновых лесов, а флористический может использоваться как вспомогательный, например при выделении единиц широкого фитоценотического диапазона — групп ассоциаций. Однако не всегда доминирование разных видов связано с существенными различиями в экотопах. Виды-эдификаторы могут быть фитоценотически замещаемыми, т. е. обладать сходным средообразующим эффектом, что проявляется в сходстве состава и обилия сопутствующих видов в сообществах, где эдификаторами являются фитоценотически замещаемые виды. Виды близкой экологии, не являющиеся эдификаторами, могут быть замещаемыми экологически, т. е. обильно развиваться в сходных экологических условиях. Учет замещаемости видов позволит обоснованно сократить число выделяемых синтаксонов.

Эти положения были использованы при классификации лишайниковых, лишайниково-зеленомошных и зеленомошных сосновых лесов Северо-Запада. Материалом для данной работы послужили 252 геоботанических описания, выполненных в 1978—1985 гг. в ходе полевых исследований сотрудниками Северо-Западной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинградской, Псковской и Новгородской областях, на восточном побережье Онежского озера и на северном берегу Ладоги. Автор благодарит В. И. Василевича, Т. В. Бибикову, И. О. Бузунову, С. Ф. Котова и М. П. Андреева, принимавших активное участие в этой работе.

На первом этапе обработки все описания по доминантам мохово-лишайникового яруса были разделены на 3 группы: лишайниковые, лишайниково-зеленомошные и зеленомошные сосняки. Традиционное выделение групп ассоциаций лишайниковых и зеленомошных сосняков связано с тем, что мхи и лишайники, формируя сомкнутый напочвенный покров, являются эдификаторами в нижних ярусах большинства сосновых лесов тайги, причем лишайники преобладают на более сухих и бедных почвах и не выносят такого затенения, как зеленые мхи. Лишайниково-зеленомошные сосняки можно выделить в отдельную группу или объединить с одной из уже выделенных групп. Для решения этого вопроса во всех трех группах была вычислена встречаемость для каждого вида. Оказалось, что в лишайниковых и лишайниково-зеленомошных сосняках с постоянством II—IV присутствуют виды *Carex ericetorum*, *Antennaria dioica*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Polytrichum piliferum*, *Cladina stellaris*, *Cladonia deformis*, *C. chlorophaea*, *C. uncialis*, *C. crispata*, *C. cornuta*, практически не встречающиеся в зеленомошниках (табл. 1). Вместе с тем виды зеленомошной группы — *Luzula pilosa*, *Trientalis europaea*, *Fragaria vesca*, *Rubus saxatilis*, *Linnaea borealis*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis* и некоторые другие — отсутствуют в лишайниковых и лишайниково-зеленомошных сосняках, а флористические различия между последними двумя группами обнаружены не были. Это свидетельствует о близости экологических условий в лишайниковых и лишайниково-зеленомошных сосняках, о правомерности их объединения и о существовании различий между объединенной группой и зеленомошными сосняками, поэтому описанные сообщества были отнесены к двум группам ассоциаций: Pineta cladinosa и P. hylocomiosa. Выделение групп ассоциаций (или групп типов леса) Cladinosa и Hylocomiosa является традиционным для отечественной геоботаники и лесной типологии. Традиционным является также выделение таких типов, как сосняк брусничный лишайниковый, сосняк черничный зеленомошный и других без указания на конкретный вид лишайника или зеленого мха. Тем самым подразумевается, что фитоценотическая роль таких лишайников, как *Cladina arbuscula* и *C. rangiferina*, являющихся основными компонентами лишайникового яруса средне- и южно-таежных лесов, примерно одинакова, это же в равной мере относится и к видам зеленых мхов: *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum* и др.

По-моему, это признание фитоценотической замещаемости видов, в неявной форме лежащее в основе выделения синтаксонов до группы ассоциаций включительно, поэтому не прав Василевич (1985), который считает, что западно-европейские геоботаники значительно шире, чем советские, учитывают экологическую и фитоценотическую замещаемость видов.

На втором этапе обработки в пределах групп Cladinosa и Hylocomiosa были выделены растительные ассоциации. Растительная ассоциация является основной единицей классификации и должна обладать экологической, географической и динамической спецификой (Василевич, 1985). В большинстве случаев выявление этой специфики было проведено на доминантной основе. Остановимся более подробно на признаках выделения конкретных ассоциаций и приведем их краткие характеристики.

I группа ассоциаций Pineta cladinosa

Асс. Pinetum cladinosum (сосняк лишайниковый). Характеризуется практически сплошным лишайниковым ярусом из кустистых кладоний (суммарное покрытие 85 %) и чрезвычайно разреженным травяно-кустарничковым ярусом (суммарное покрытие 5—10 %). Участие зеленых мхов в напочвенном покрове не превышает 5 %, что отличает данную ассоциацию от зеленомошно-лишайниковых сосняков (табл. 2). От сосняка вересково-лишайникового этот тип отличается неразвитостью яруса из *Calluna vulgaris*, редким подростом сосны, более сомкнутым лишайниковым ярусом, низким постоянством и обилием *Polytrichum piliferum*, а от сухотравно-лишайникового сосняка — отсутствием южноборовых видов. Сообщества ассоциации занимают ровные возвышенные песчаные местообитания, вершины и склоны холмов, грив, дюн. Древостои в них чисто сосновые (высота 12—16 м, сомкнутость 0.3—0.6), подлесок отсутствует. Из трав и кустарничков с постоянством IV—V встречаются *Vac-*

ТАБЛИЦА 1

Сравнение Pineta cladinosa (графа 1) с ассоциациями P. hylocomiosa (графы 2—6)

Вид	1	2	3	4	5	6
	число описаний					
	76	19	18	33	54	32
Pinus sylvestris (а)	V 46	V 53	V 47	V 57	V 54	V 55
P. sylvestris (б)	V 7	V 5	V 6	III 3	I +	II 1
Juniperus communis (б)	II +	IV 1	II +	III 1	III 1	IV 2
Sorbus aucuparia (б)	I +	III +	II +	III +	IV +	III 1
Betula pubescens (б)	II +	II +	III +	III +	III 1	IV 1
Vaccinium vitis-idaea	IV 3	V 6	V 9	**V 36**	V 6	V 6
V. myrtillus	II +	V 4	V 2	V 4	**V 41**	V 14
Calluna vulgaris	V 12	IV 2	**V 35**	V 3	IV 1	III 1
Festuca ovina	II +	II +	III +	III +	II +	IV 1
Melampyrum pratense	II +	IV 1	IV 1	V 1	V 4	V 2
Lerchenfeldia flexuosa	II +	IV +	III 1	IV 1	IV 5	III 3
Solidago virgaurea	I +	I +	II +	I+	II +	IV +
Hieracium umbellatum	I +	II +	I +	II +	I +	II +
Chamerion angustifolium	I +		I +	II +	I +	I +
Pleurozium schreberi	V 11	**V 43**	**V 57**	**V 60**	**V 48**	**V 25**
Dicranum polysetum	V 4	IV 9	V 16	V 12	V 15	V 8
Carex ericetorum	III +					
Antennaria dioica	II +					
Pohlia nutans	II +					
Polytrichum piliferum	III 1					
Cladina stellaris	III 4	I +				
Cladonia deformis	III +					
C. chlorophaea	II +			I +		
C. uncialis	III 4	I +				
C. crispata	IV +	I +	I +			
C. gracilis	IV +	II +	I +			
C. cornuta	IV +	I +	I +	I +		
Arctostaphylos uva-ursi	IV 1	I +	I +	I +		
Empetrum nigrum	II 1	**V 64**	I +	I +		
Polytrichum juniperinum	III +	I +	II +	I 1		
Cladina arbuscula	**V 36**	IV 1	V 2	II +	I +	
C. rangiferina	**V 22**	IV 2	V 2	III +	I +	
Cetraria islandica	IV 2	II +	III +	I +	I +	
Betula pubescens (а)	I +		II +	II +	III 3	IV 3
Picea abies (а)	I +			II +	III 5	II +
P. abies (б)	I +	III +	III 1	III 5	V 13	III 1
Convallaria majalis	I +		I +	III +	II +	IV 2
Calamagrostis arundinacea	I +		I +	II +	III +	**V 25**
Luzula pilosa		I +	II +	III +	III +	IV +
Trientalis europaea		I +	I +	II +	II +	IV 1
Hylocomium splendens		III 6	II 4	II 6	IV 10	III 4
Ptilium crista-castrensis		I 1		I +	II +	I +
Vaccinium uliginosum		II +	I +	I +	I +	
Linnaea borealis		I +		I +	I +	I +
Hypopitys monotropa				II +		I +
Populus tremula (б)	I +			I +	I +	II +
Frangula alnus (б)				I +	I +	II +
Quercus robur (б)				I +	I +	I +
Fragaria vesca				II +	I +	III +
Molinia caerulea			I +	I +	I +	I +
Maianthemum bifolium				I +	II +	II +
Goodyera repens				I +	I +	I +
Populus tremula (а)					I +	II +
Polytrichum commune					II +	II 2
Melica nutans					I +	II +
Rubus saxatilis				I +	I +	III 2
Pteridium aquilinum					I +	**V 27**
Viola canina						II +
Potentilla erecta						II +

Примечание. Ассоциации: 2 — Pinetum empetrosum, 3 — P. callunosum, 4 — P. vacciniosum, 5 — P. myrtillosum, 6 — P. calamagrostio arundinaceae-pteridiosum. Здесь и в табл. 2 и 3: римские цифры — классы постоянства, арабские — средние значения покрытий видов и сомкнутости крон, а — древесный ярус, б — подрост и кустарники. Выделены доминанты.

ТАБЛИЦА 2

Конкретные описания из группы ассоциаций Pineta cladinosa

Вид	1		2		3		4	
	№ описания							
	144	159	30	186	23	152	388	385
	год выполнения							
	1985	1985	1979	1978	1981	1982	1985	1985
Pinus sylvestris (а)	40	40	30	40	50	30	40	50
P. sylvestris (б)	5	1	30	10	+	15	5	1
Betula pubescens (а)						+		
B. pubescens (б)			+	+	+			
Juniperus communis	+						+	+
Vaccinium vitis-idaea	2	+	+	5	+			
V. myrtillus		+			+	+		
Calluna vulgaris	1	1	40	40	+	10	2	1
Festuca ovina	+					+	1	+
Melampyrum pratense				+		1		
Lerchenfeldia flexuosa	+			+		+		
Solidago virgaurea						+		
Hieracium umbellatum						+		
Chamerion angustifolium				+				
Carex ericetorum	+	+			+	+	+	+
Antennaria dioica	+			+				
Arctostaphylos uva-ursi	1	+	3		+		2	1
Empetrum nigrum				+				
Lycopodium complanatum						+	+	
Pleurozium schreberi	3	1		2	25	35	1	+
Dicranum polysetum	1	+		5	15	10	3	5
Pohlia nutans	+	+		+				
Polytrichum piliferum	+		3	2	+		+	+
P. juniperinum	+	+			+	1	+	+
Cladina arbuscula	50	50	40	50	50	25	30	40
C. rangiferina	30	40	5	1	10	10	20	15
C. stellaris	3	+				5	5	5
Cladonia deformis	+	+	+				+	+
C. chlorophaea	+	+						
C. uncialis		1	3		+		3	5
C. gracilis	1	+	+	+	+	+	1	+
C. cornuta	1	+	+	1	+	+	1	+
C. crispata	1	+	+	+	+	+	1	+
C. coccifera	+		+	+	+			
Cetraria islandica	1	+		+	+	+	5	5
Koeleria glauca							+	+
Dianthus arenarius								+
Pulsatilla patens							+	+
Polygonatum odoratum							+	
Gypsophila fastigiata							+	+
Veronica spicata							+	+
Thymus serpyllum							1	+

Примечание. Ассоциации: 1 — Pinetum cladinosum, 2 — P. callunoso-cladinosum, 3 — P. hylocomioso-cladinosum, 4 — P. xeroherboso-cladinosum.

cinium vitis-idaea, *Calluna vulgaris*, *Carex ericetorum*, *Arctostaphylos uva-ursi*, отмечены *Festuca ovina*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Antennaria dioica* и др. В моховолишайниковом ярусе абсолютно константными являются *Cladina arbuscula* (покрытие 51 %), *C. rangiferina* (26 %), *C. stellaris* (5 %), *Cladonia uncialis*, *C. gracilis*, *C. cornuta*, *C. crispata*, *Dicranum polysetum* и *Pleurozium schreberi*.

Лишайниковые сосняки на Северо-Западе встречаются редко и значительных площадей не занимают, что связано как с воздействием человека (рубки, вытаптывание), так и с периодическими лесными пожарами, от которых в первую очередь страдает легковоспламеняющийся лишайниковый покров. Сообщества ассоциации описаны в Тихвинском р-не на боровой террасе р. Капши (оп. 144 и 159, табл. 2), на вершинах дюн по берегу Финского залива в окрестностях г. Приморска, в Сяберском заказнике в Лужском р-не и на восточном побережье Онежского озера в Пудожском р-не Карельской АССР. Для обследованной территории ассоциацию приводили ранее ряд авторов (Смирнова, 1928; Цинзерлинг, 1932; Ниценко, 1960; Василевич, 1961; Дмитриева, 1973, и др.).

Коренные сосновые леса с развитым лишайниковым ярусом, относящиеся к данной ассоциации, распространены в основном в подзонах средней и южной тайги от северо-востока Польши (Czerwinski, 1970) до предгорий Урала (Боч и др., 1980). В северной тайге в лишайниковом ярусе сосняков доминирует *Cladina stellaris*, в травяно-кустарничковом обильна вороника и присутствуют болотные кустарнички, поэтому сосняки северной тайги принято выделять в отдельную ассоциацию Pinetum cladinosum boreale (Ф. В. Самбук, 1932; Василевич, 1961, и др.). В более южных районах лишайниковый ярус в сосняках менее сомкнут, а травяно-кустарничковый сформирован южноборовыми и степными видами. На северной границе своего ареала такие сообщества встречаются в Ленинградской и Псковской областях.

Асс. Pinetum xeroherboso-cladinosum (сосняк сухотравно-лишайниковый). Фитоценотическое своеобразие данной ассоциации заключается в том, что в травяно-кустарничковом ярусе описанных сообществ с постоянством IV—V присутствуют южноборовые мезоксерофиты — *Koeleria glauca*, *Dianthus arenarius*, *Pulsatilla patens*, *Gypsophila fastigiata*, *Veronica spicata*, *Thymus serpyllum*, которые в других типах сосновых лесов Северо-Запада, как правило, не встречаются и поэтому могут рассматриваться как дифференциальные виды ассоциации (см. табл. 2). Сообщества сухотравно-лишайниковых сосняков приурочены к хорошо прогреваемым положительным элементам рельефа — вершинам песчаных грив и холмов. Древесный ярус (высота 16—20 м, сомкнутость крон 0.3—0.6) сложен в них исключительно *Pinus sylvestris*. Подрост сосны (покрытие 1—20 %) зафиксирован на всех пробных площадях. В разреженном травяно-кустарничковом ярусе (суммарное покрытие 3—15 %), кроме перечисленных видов, постоянно встречаются *Calluna vulgaris*, *Carex ericetorum*, *Arctostaphylos uva-ursi*, отмечены *Vaccinium vitis-idaea*, *Festuca ovina*, *Polygonatum odoratum*, *Viola arenaria* и др. Как и в южных сосновых лесах, мхи и лишайники в описанных сообществах не формируют сомкнутого напочвенного покрова, а располагаются отдельными куртинами. Доминируют *Cladina arbuscula* (среднее покрытие 32 %) и *C. rangiferina* (17 %), с постоянством IV—V встречаются *Cladina stellaris*, *Cladonia gracilis*, *Cetraria islandica*, *Dicranum polysetum* и др. Ассоциация описана в Невельском р-не Псковской обл. в окрестностях пос. Усть-Долыссы (оп. 388, 385, табл. 2), в Сороковом бору в Гдовском р-не Псковской обл. и в окрестностях оз. Звано в Лужском р-не Ленинградской обл. На Северо-Западе эту ассоциацию уже выделяли ряд авторов (Смирнова, 1928; Ф. В. Самбук, 1930; Ниценко, 1960; Василевич, 1961). Вполне естественно, что не все виды, встречающиеся в южных лишайниковых борах, отмечены в наших описаниях. Относительно таких видов, как *Genista tinctoria*, *Cytisus ruthenicus*, *Coronilla varia*, *Asparagus officinalis*, *Carex praecox*, *Gypsophila paniculata* и других, описанные сообщества являются флористически неполночленными. Однако высота и сомкнутость древесного яруса, строение и доминанты лишайникового яруса, экология видов травяно-кустарничкового яруса в сухотравно-лишайниковых сосняках Северо-Запада такие же, как в аналогичных типах, выделенных, например, в зоне широколиственных лесов (Мулярчук, 1968) или в лесостепи (Сукачев, 1931), поэтому сухотравно-лишайниковые сосняки Северо-Запада следует рассматривать вместе с ними в пределах одной растительной ассоциации.

Асс. Pinetum callunoso-cladinosum (сосняк вересково-лишайниковый). Выделена на основании доминирования *Calluna vulgaris* в травяно-кустарничковом ярусе, а *Cladina arbuscula* и *C. rangiferina* — в мохово-лишайниковом. Сообщества этого типа являются закономерным этапом послепожарного восстановления лишайниковых сосняков. В ненарушенных лишайниковых борах развитию вереска, размножающемуся преимущественно семенами, препятствует сплошной ярус кладоний. После выгорания лишайников вереск обильно разрастается и наступает вересковая стадия, длящаяся 45—75 лет (Пушкина, 1960). Постепенно клоны вереска стареют, отмирают и разрушаются, а лишайниковый покров вновь смыкается. Вересковые лишайниковые сосняки встречаются в тех же условиях, что и коренная ассоциация. Древостои в них чисто сосновые, сомкнутость значительно варьирует — от 0.2 до 0.5. Постоянно встречается разновозрастный, обильный (покрытие до 30 %) подрост сосны. Подлесок отсутствует. В травяно-кустарничковом ярусе, кроме вереска (покрытие 20—60 %), нет обильных и абсолютно константных видов, здесь присутствуют *Empetrum nigrum*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Festuca ovina* и др. Суммарное покрытие видов мохово-лишайникового яруса колеблется в пределах 30—80 %, доминируют *Cladina arbuscula* (покрытие 33 %) и *C. rangiferina* (12 %), отмечены *C. stellaris*, *Cladonia uncialis*, *Cetraria islandica* и др. Характерной особенностью строения мохово-лишайникового яруса ассоциации является высокое постоянство (V) и обилие (4 %) *Polytrichum piliferum*, а также высокая встречаемость (IV—V) *Cladonia coccifera* и *C. deformis*. В настоящее время ассоциация широко распространена по всему Северо-Западу. В табл. 2 приведены описания, выполненные в Ленинградской обл. (№ 30 в Тосненском р-не в окрестностях пос. Шапки и № 186 во Всеволожском р-не в окрестностях пос. Ириновка). В качестве отдельной ассоциации вересково-лишайниковые сосняки рассматривали Ф. В. Самбук (1930), Е. Н. Ананова (1950), В. И. Василевич (1961), Л. П. Рысин (1975).

Асс. Pinetum hylocomioso-cladinosum (сосняк зеленомошно-лишайниковый). Выделена на основании содоминирования зеленых мхов и лишайников в нижнем ярусе. Сообщества этого типа встречаются в местообитаниях, аналогичных местообитаниям лишайниковых и брусничных зеленомошных сосняков. Это связано с тем, что среди зеленомошно-лишайниковых сосняков есть коренные и производные, сформировавшиеся на месте зеленомошных и лишайниковых после рубок или пожаров. Изреживание древостоя и уничтожение подстилки в зеленомошных сосняках приводят к тому, что условия в нижнем ярусе становятся благоприятными для развития лишайников, которые иногда преобладают над зелеными мхами и удерживают свои позиции до восстановления исходной сомкнутости древесного яруса. В лишайниковых сосняках после выборочных рубок обильно развивается подрост сосны, который, затеняя почву, создает условия для увеличения роли зеленых мхов в сложении мохово-лишайникового яруса. По мере самоизреживания древостоя световой режим в нижнем ярусе возвращается к исходному и мхи постепенно сменяются лишайниками. Размеры пятен мхов и лишайников в производных сообществах колеблются в пределах от 1—2 до 8—10, а в коренных — от 0.5 до 0.8 м. На основании этих различий Ниценко (1960) и Василевич (1961) выделяли в зеленомошно-лишайниковых сосняках две ассоциации: коренную и производную. Учитывая, что наряду с исходной мелкокрапчатой мозаичностью мохово-лишайникового яруса в коренных сообществах в них, как правило, есть и вторичная пятнистость, обусловленная рубками и пожарами, а по флористическому составу и обилию видов коренные и производные сообщества не различаются, мы их рассматриваем в пределах одной ассоциации. Древесный ярус (высота 15—22 м, сомкнутость крон 0.4—0.6) сложен в них из *Pinus sylvestris* с примесью *Betula pubescens*. В подросте наряду с сосной (покрытие 0—30 %) встречаются береза и ель. В разреженном подлеске отмечены отдельные экземпляры *Juniperus communis* и *Sorbus aucuparia*. Травяно-кустарничковый ярус сформирован *Calluna vulgaris* (постоянство V, покрытие 0—40 %) и *Vaccinium vitis-idaea* (V, 0—50 %) при участии *V. myrtillus*, *Melampyrum pratense*, *Lerchenfeldia flexuosa* и др. В мохово-лишайниковом ярусе (суммарное покрытие до 100 %) в одних сообществах преобладают зеленые мхи — *Pleurozium schreberi* (V, 37 %) и *Dicranum polysetum* (V, 9 %), в других — лишайники — *Cladina arbuscula* (V, 26 %) и *C. rangiferina* (V, 16 %), сопутствующие виды те же, что и в остальных ассоциациях группы. В табл. 2 приведены описания зеленомошно-лишайниковых сосняков, выполненные в Гдовском р-не Псковской обл. в окрестностях Выдрейского озера (№ 23) и в Лужском р-не Ленинградской обл. у оз. Сяберо (№ 152). В настоящее время на Северо-Западе из группы Cladinosa эта ассоциация распространена наиболее широко. За пределами района исследований в европейской части СССР она встречается от северной тайги до лесостепи (Рысин, 1975).

Асс. Pinetum cladinosum saxatilis (сосняк лишайниковый скальный). Сообщества ассоциации приурочены к выходам кристаллических скальных пород в северной части Карельского перешейка, в северном Приладожье, на западном и северном берегах Онежского озера. Они характеризуются разреженным и низкорослым чисто сосновым древостоем, малосомкнутым травяно-кустарничковым ярусом, доминированием *Cladina stellaris* в мохово-лишайниковом ярусе и присутствием группы видов мхов и лишайников (*Dicranum congestum*, *Rhacomitrium ramulosum*, *Cornicularia odontella*, *Parmelia saxatilis*, *P. centrifiga* и др.), способных существовать на практически обнаженных горных породах. В районе исследований скальные лишайниковые сосняки, более широко распространенные в Карелии и на Кольском п-ове, находятся на южной границе своего ареала. Подробная характеристика этой ассоциации приведена в работе о сосновых лесах северного Приладожья (С. Самбук, 1986).

В литературе есть данные об ограниченном распространении на Северо-Западе некоторых типов лишайниковых сосняков, не представленных в наших материалах. Сосняки лишайниковые с толокнянкой (Ниценко, 1960; Василевич, 1961) по условиям обитания, видовому составу и обилию большинства видов очень сходны с сообществами ассоциации Pinetum cladinosum, а обильное развитие в них *Arctostaphylos uva-ursi* вызвано изреживанием древостоя в результате выборочных рубок, поэтому лишайниковые сосняки с толокнянкой можно рассматривать как вариант асс. P. cladinosum. Вариантом этой же ассоциации следует считать и сосняк ягельный овечьеовсяницевый (Смирнова, 1928; Ниценко, 1960; Василевич, 1961). В сообществах этого типа вытаптывание привело к нарушению лишайникового яруса и более обильному (покрытие 10—15 %), чем в исходных сообществах, развитию *Festuca ovina*. Сосняки с доминированием *Cetraria islandica* в лишайниковом ярусе (Цинзерлинг, 1932; Ниценко, 1960) мы также рассматриваем как вариант асс. P. cladinosum, так как доминирование этого вида существенно не сказывается на составе и обилии остальных видов. Сосняк вороничный лишайниковый (Ниценко, 1960; Василевич, 1961), более характерный для подзоны северной тайги, а на Северо-Западе описанный только по берегу Ладоги, следует считать послепожарным вариантом асс. P. cladinosum boreale (Василевич, 1961).

II группа ассоциаций Pineta hylocomiosa

Асс. Pinetum vacciniosum (сосняк брусничный). Выделена по доминированию *Vaccinium vitis-idaea* в травяно-кустарничковом ярусе. Брусничники приурочены к возвышенным равнинам, верхним и средним частям склонов с легкими сухими песчаными и супесчаными почвами. Древесный ярус (высота 16—22 м, сомкнутость 0.4—0.6) сложен из *Pinus sylvestris*, иногда с незначительной примесью *Betula pubescens* и *Picea abies*. В подросте наряду с перечисленными породами встречается *Populus tremula*, а на юге района — *Quercus robur*. Травяно-кустарничковый ярус сформирован *Vaccinium vitis-idaea* (покрытие 10—70 %) при участии *V. myrtillus* и *Calluna vulgaris*. В моховом ярусе (суммарное покрытие 80 %) доминирует *Pleurozium schreberi*, а *Hylocomium splendens* и *Dicranum polysetum* играют меньшую роль.

В табл. 3 приведены описания сообществ ассоциации из Ленинградской (№ 38, Кингисеппский р-н, окр. Бабинского озера) и Псковской (№ 98, Себежский р-н, окр. оз. Пустое Могильное) областей. Практически все исследователи растительности Северо-Запада выделяли асс. P. vacciniosum, которая и сейчас продолжает оставаться одной из наиболее распространенных в этом районе. За пределами данного региона в таежной зоне европейской части СССР коренные сосновые брусничные леса также встречаются весьма часто (Рысин, 1975).

Асс. Pinetum callunosum (сосняк вересковый). Сообщества ассоциации развиваются на месте выгоревших брусничных сосняков. От коренного типа их отличают доминирование *Calluna vulgaris* (покрытие 10—70 %) в травяно-кустарничковом ярусе, обильное развитие соснового подроста (покрытие до 30 %), постоянное участие лишайников в формировании мохово-лишайникового яруса и обедненность видового состава (см. табл. 1). Древостой (высота 12—20 м, сомкнутость 0.3—0.6) в них исключительно сосновый;

ТАБЛИЦА 3

Конкретные описания из группы ассоциаций Pineta hylocomiosa

Вид	2		4		3		5		6	
	№ описания									
	106	601	38	98	12	6	309	40	223	140
	год выполнения									
	1984	1984	1984	1982	1981	1978	1980	1984	1981	1984
Pinus sylvestris (а)	60	60	40	50	30	30	60	60	50	45
P. sylvestris (б)	1	+	15	5		5	+		1	2
Betula pubescens (а)				+	+		+			5
B. pubescens (б)	+				5	+	+	+	+	+
Picea abies (а)							+		+	1
P. abies (б)	+			+	1	+	70	1		
Populus tremula (а)										+
Juniperus communis (б)		+					+	1	+	
Sorbus aucuparia (б)	+	+			+		+	+	10	+
Lonicera xylosteum (б)									+	
Empetrum nigrum	60	90								
Vaccinium vitis-idaea	3	10	40	25	+	5	3	10	+	2
Calluna vulgaris	3		5	5	70	60				1
Vaccinium myrtillus	5	+	8	+	2	+	80	50	15	15
Lerchenfeldia flexuosa	5	+			1	+	+	+	5	8
Melampyrum pratense	+	+	3	+	+	+		3		+
Luzula pilosa	+		+					+	+	3
Linnaea borealis	10	+					+			
Trientalis europaea	3							+	+	2
Vaccinium uliginosum		+								
Festuca ovina			+	+				+		
Calamagrostis epigeios			+	+						
Chamerion angustifolium				+						
Convallaria majalis				+			+		+	3
Calamagrostis arundinacea							+	+	60	15
Pteridium aquilinum									10	40
Rubus saxatilis									1	2
Melica nutans									1	+
Solidago virgaurea									+	+
Fragaria vesca									+	
Maianthemum bifolium	+								+	
Veronica chamaedrys									+	+
Lathyrus vernus									+	
Polygonatum odoratum									+	+
Achyrophorus maculatus										+
Potentilla erecta									+	+
Scorzonera humilis										1
Pleurozium schreberi	40	40	50	70	70	5	30	60	20	10
Dicranum polysetum		5	8	20	5	20	25	10	+	
Hylocomium splendens	20							20	5	10
Polytrichum juniperinum						1				
Cetraria islandica		+	5							
Cladina rangiferina		10			2	2				
C. arbuscula		+			2	2				
Cladonia gracilis					+					
C. cornuta					+	+				
C. crispata					+	+				

Примечание. 2—6 — то же, что в табл. 1.

в подросте, кроме сосны, отмечены ель и береза. Разреженный подлесок образован отдельными экземплярами *Juniperus communis* и *Sorbus aucuparia*. В травяно-кустарничковом ярусе наряду с вереском обильны брусника (покрытие 0—30 %) и черника (0—10 %). Суммарное покрытие видов мохово-лишайникового яруса — 80 %. Здесь доминируют *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*. В табл. 3 приведены описания вересковых сосняков из Ленинградской (№ 6, Гатчинский р-н, у дер. Нестерково) и Псковской (№ 12, Гдовский р-н, у дер. Митина гора) областей. На Северо-Западе эту ассоциацию выделяли С. Я. Соколов (1928), Ф. В. Самбук (1930), Ананова (1950) и др. В европейской части СССР вересковые сосняки встречаются в тех же районах, что и коренные сообщества, кроме крайнего северо-востока, так как восточная граница ареала *Calluna vulgaris* проходит по рекам Мезени, Выми, Вычегде и Сысоле («Флора северо-востока. . .», 1977), поэтому в верховьях Вычегды и в бассейне Печоры вересковые сосновые леса отсутствуют.

Асс. Pinetum myrtillosum (сосняк черничный). Выделена по доминированию черники (покрытие 10—80 %) в травяно-кустарничковом ярусе, обильному развитию подроста ели (0—60 %) и значительному участию *Hylocomium splendens* (0—50 %) в формировании мохового яруса (см. табл. 1). На Северо-Западе эта ассоциация является производной от ельника черничного, встречается на почвах умеренной влажности и среднего богатства от песчаных до легкосуглинистых. Древесный ярус (высота 16—25 м, сомкнутость крон 0.4—0.6) сформирован *Pinus sylvestris* при участии *Picea abies* и *Betula pubescens*. Подрост древесных пород, кроме ели, встречается редко. В отдельных сообществах ассоциации в травяно-кустарничковом ярусе может доминировать не черника, а луговик извилистый или марьянник луговой. Однако это существенно не сказывается ни на флористическом составе, ни на обилии остальных видов, а черника в таких сообществах является содоминантом в травяно-кустарничковом ярусе. Учитывая, что эдификаторы в нижних ярусах ассоциации — зеленые мхи (суммарное покрытие до 100 %), мы рассматриваем эти случаи как примеры экологической замещаемости, не придавая им синтаксономического значения. В травяно-кустарничковом ярусе отмечен также ряд других видов (см. табл. 1).

Основными компонентами мохового яруса являются *Pleurozium schreberi* (покрытие 10—80 %) и *Dicranum polysetum* (0—60 %). В табл. 3 приведены описания черничных сосняков из Ленинградской обл. (№ 309, Подпорожский р-н, окр. оз. Капшозеро; № 40; Кингисеппский р-н, окр. оз. Бабинского). На Северо-Западе ассоциацию выделял ранее ряд авторов (Цинзерлинг, 1932; Ананова, 1950; Ниценко, 1960; Дмитриева, 1973). В европейской части СССР ее ареал простирается от северной тайги до лесостепи включительно (Рысин, 1975).

Асс. Pinetum calamagrostio arundinaceae-pteridiosum (сосняк лесновейниково-орляковый). Выделена по доминированию *Calamagrostis arundinacea* или *Pteridium aquilinum* в травяно-кустарничковом ярусе. Приурочена к вершинам и верхним частям склонов пологих всхолмлений с песчаными слабоподзолистыми почвами. Древостой (высота 20—26 м, сомкнутость 0.5—0.6) сложен сосной с примесью березы, реже — ели и осины. В подросте отмечены береза, ель, осина, изредка — сосна и дуб. Подлесок развит слабо и представлен одиночными экземплярами *Juniperus communis*, *Sorbus aucuparia*, *Frangula alnus*, иногда — *Corylus avellana* и *Lonicera xylosteum*. Из нижних ярусов эдификаторным является травяно-кустарничковый, суммарное покрытие видов которого может достигать 100 %. Этим объясняются слабое развитие зеленых мхов (суммарное покрытие 35 %) и редкое возобновление древесных пород и кустарников, лимитирующим фактором для которых является низкая освещенность у поверхности почвы. В травяно-кустарничковом ярусе в одних сообществах преобладает орляк (покрытие 3—70 %), в других — вейник (1—90 %), есть описания, где они присутствуют примерно в равных количествах. Доминирование одного из этих видов не вызывает изменений во флористическом составе и обилии сопутствующих видов, поэтому мы считаем эти виды фитоценотически замещаемыми и все сообщества, в которых они доминировали, рассматриваем в пределах одной ассоциации. В табл. 3 приведены описания сообществ ассоциации из Ленинградской обл. (№ 140, Кингисеппский р-н, окр. дер. Кириково) и Карельской АССР (№ 223, Лахденпохский р-н, о. Корписари у северо-западного берега Ладоги). Лесновейниково-орляковые сосняки часто встречаются на Северо-Западе, особенно в южных районах (Смирнова, 1928; Ганешин, 1932; Цинзерлинг, 1932; Ниценко, 1960; Василевич, 1961; Дмитриева, 1973; С. Самбук, 1986). Большинство авторов называли эту ассоциацию «сосняк орляковый», указывая на значительное участие вейника в сложении травостоя. Ниценко (1960) и С. Самбук (1986) выделяли лесновейниковые сосняки в отдельную ассоциацию, а Василевич (1961) считал их вариантом орляковых сосняков. Учитывая фитоценотическую замещаемость, правильнее рассматривать эти сообщества в пределах одной ассоциации.

Асс. Pinetum empetrosum (сосняк вороничный). Выделена по доминированию *Empetrum nigrum* (покрытие 40—90 %) в травяно-кустарничковом ярусе и подробно охарактеризована в работе о сосняках северного Приладожья (С. Самбук, 1986). Примечательно, что сообщества этого типа встречаются на Северо-Западе только в специфических условиях — по песчаным береговым валам на побережье крупных водоемов: Ладожского и Онежского озер и Финского залива. На северном берегу Ладоги описаны также на выходах кристаллических пород. Зимой с данных местообитаний снежный покров интенсивно сносится ветром и менее морозоустойчивые растения не могут существовать в этих условиях, поэтому сообщества ассоциации имеют достаточно северотаежный облик: в травяно-кустарничковом ярусе доминирует вороника, кроме брусники, черники и вереска, отмечены багульник и голубика, в моховом ярусе встречаются латки кладоний и присутствует *Ptilidium ciliare.* Обильное развитие вороники в сосняках по берегам водоемов на Северо-Западе отмечали Цинзерлинг (1932) и Ниценко (1959). Однако до последнего времени данная ассоциация в районе исследований описана не была. Вороничные сосняки из группы Hylocomiosa приводились только для подзоны северной тайги: для северной Карелии (Рутковский, 1933), для островов Кемь-Лудского архипелага в Белом море (Вехов, 1969), для Онежского п-ова (Соколова, 1937). В табл. 3 приведены описания вороничных сосняков, выполненные на берегу Финского залива (№ 106, Ленинградская обл., Кингисеппский р-н, Сойкинский п-ов) и Онежского озера (№ 601, Карельская АССР, Пудожский р-н, у дер. Челмужи).

ЛИТЕРАТУРА

Ананова Е. Н. Растительность северо-западной части Карельского перешейка: Автореф. дис. . . .канд. биол. наук. Л.; 1950. 22 с. — *Борисова А. Г.* Очерк растительности северо-западной части Кингисеппского уезда: Тр. Лен. об-ва изуч. мест. края. Т. 1. Л., 1927, с. 29—40. — *Боч М. С.*, *Василевич В. И.*, *Бибикова Т. В.* Растительные ассоциации якшинского профиля. — В кн.: Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л.: Наука, 1980. 256 с. — *Василевич В. И.* К типологии лишайниковых и брусничных боров. — Вестн. ЛГУ, 1961, № 9, сер. биол., вып. 2, с. 5—15. — *Василевич В. И.* О методах классификации растительности. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 12, с. 1596—1604. — *Вехов В. Н.* Растительность Кемь-Лудского архипелага: Тр. Кандалакш. гос. зап., вып. 7. Л., 1969, с. 60—126. — *Ганешин С. С.* Краткая история и результаты исследования флоры и растительности Лужского уезда Ленинградской области: Тр. Лен. об ва изуч. местн. края. Т. 1. Л., 1927, с. 69—96. — *Ганешин С. С.* Растительность Лядского района Лужского округа: Тр. Бот. музея АН СССР, т. 25. Л.: Изд-во АН СССР, 1932, с. 349—435. — *Дмитриева Е. В.* Сосновые леса северо-запада Карельского перешейка. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 8, с. 1093—1106. — *Дмитриева Е. В.* Лишайниковые сосняки северо-запада Карельского перешейка. — Вестн. ЛГУ, 1979, № 18, сер. биол., вып. 3, с. 59—71. — *Мулярчук С. А.* Леса Черниговщины. I. Сосновые и широколиственно-хвойные леса. — Укр. бот. журн., 1968, т. 25, № 1, с. 54—60. — *Ниценко А. А.* Очерки растительности Ленинградской области. Л.: Изд-во ЛГУ, 1959. 141 с. — *Ниценко А. А.* Сосновые леса Ленинградской области. — Вестн. ЛГУ, 1960, № 21, сер. биол. наук, вып. 4, с. 22—23. — *Ниценко А. А.* Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Л.: Наука, 1971. 184 с. — *Пушкина Н. М.* Естественное возобновление растительности на лесных гарях: Тр. Лапландск. гос. зап., вып. 4. М.: Наука, 1960. 98 с. — *Рутковский В. И.* Типы лесов Кемского края: Тр. Ин-та по изуч. леса, т. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 1933, с. 1—99. — *Рысин Л. П.* Сосновые леса европейской части СССР. М.: Наука, 1975. 211 с. — *Самбук С. Г.* Классификация сосновых лесов северного Приладожья. — Бот. журн. 1986, т. 71, № 4, с. 441—449. — *Самбук Ф. В.* Наблюдения над сосновыми борами и ключевыми болотами долины и бассейна р. Облы, притока р. Луги: Тр. Бот. музея АН СССР. Т. 22. Л.: Изд-во АН СССР, 1930, с. 277—310. — *Самбук Ф. В.* Печорские леса: Тр. Бот. музея АН СССР. Т. 24. Л.: Изд-во АН СССР, 1932, с. 63—245. — *Смирнова З. Н.* Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области: Тр. Петергоф. ест.-научн. ин-та, № 5. Л.: Главнаука, 1928, с. 119—263. — *Соколов С. Я.* Лесные растительные ассоциации и торфяники Осинорощинской дачи Парголовского учебно-опытного лесничества Ленинградского лесного института. — В кн.: Природа и хозяйство учебно-опытн. леснич. Лен. лесн. ин-та. М.: Новая деревня, 1928, с. 95—164. — *Соколова Л. А.* Материалы к геоботаническому районированию Онего-Северодвинского водораздела и Онежского полуострова: Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 3, вып. 2. Л.: Изд-во АН СССР, 1937, с. 9—81. — *Сукачев В. Н.* Руководство к исследованию типов леса. М.; Л.: Сельхозгиз, 1930. 318 с. — *Сукачев В. Н.* Типы леса Бузулукского бора. — В кн.: Труды и исследования по лесному хозяйству и лесной промышленности. Л.: Главнаука, 1931. 243 с. — *Федорчук В. Н.*, *Дыренков С. А.*, *Чертоз О. Г.*

и др. Опыт применения комбинированного метода выделения лесотипологических единиц в северной части Карельского перешейка. — Экология, 1974, № 6, с. 49—56. — *Флора* северо-востока европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука, 1977. 311 с. — *Цинзерлинг Ю. Д.* География растительного покрова северо-запада европейской части СССР: Тр. Геоморфолог. ин-та, вып. 4. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. 377 с. — *Czerwinski A.* Bory Sosnowe Połnocno-wschodniej Polski. — Pozn. Tow. Prz. Nauk, w. III, 1970, t. 23, N 5. 100 s. — *Dahl E., Gjems O., Kielland-Lund I.* On the vegetation types of Norwegian conifer forest in relation to the chemical properties of the humus layer. — Meddr. noeske Skogfors Ves., 1967, vol. 85, N 23, p. 503—531. — *Endler Z.* Geobotanical analysis of the forest area of the Pitaki Hills (North Poland). — Fragmenta Floristica et Geobotanica, 1979, vol. 25, N 4, p. 509—563. — *Kielland-Lund I.* Die Waldgesellschaften SO-Norwegens. — Phytocoenologia, 1981, vol. 9, N 1/2, p. 53—250. — *Matuszkiewicz W.* Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roslinnych Polski. Warszawa: P. W. Naukowe, 1984. 298 s. — *Wojterski T.* Bory Sosnowe na Wydmach Nadmorskich na Polskim Wybrzezu. Poznan: Polsk. Akad. Nauk, 1964. 215 s.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 III 1986.

SUMMARY

Ten plant associations are distinguished based on 252 geobotanical descriptions carried out in Leningrad, Pskov, Novgorod regions and in the Karelian Autonomous Soviet Socialist Republic: 1. Pinetum cladinosum, 2. P. xeroherboso-cladinosum, 3. P. callunoso-cladinosum, 4. P. hylocomioso-cladinosum, 5. P. cladinosum saxatilis, 6. P. vacciniosum, 7. P. callunosum, 8. P. myrtillosum, 9. P. calamagrostidoso arundinacea-pteridiosum, 10. P. empetrosum. The first five syntaxa belong to the group of associations Pineta cladinosa and the rest to the P. hylocomiosa. It is shown that the dominant approach is still basic in the classification of boreal pine forests while the floristic method can be used only as auxiliary.

УДК 582.635.5 (47+57)

Д. В. Гельтман

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВ ИЗ РОДСТВА *URTICA DIOICA* (*URTICACEAE*) ВО ФЛОРЕ СССР

D. V. GELTMAN. SYSTEMATIC AND ECOLOGICAL-GEOGRAPHIC CHARACTERISTIC OF THE SPECIES FROM THE AFFINITY OF *URTICA DIOICA* (*URTICACEAE*) IN THE FLORA USSR

В ряде работ в пределах очень полиморфного вида *Urtica dioica* в качестве его подвидов, разновидностей или синонимов рассматриваются *U. galeopsifolia*, *U. pubescens* и *U. sondenii*. После ревизии этой группы таксонов предлагается считать *U. galeopsifolia*, *U. pubescens* и *U. sondenii* самостоятельными видами, так как они обособлены от *U. dioica* морфологически (хотя иногда и связаны с ним промежуточными формами), по степени плоидности, имеют географическую и экологическую определенность.

Среди видов рода *Urtica* L. (крапива), распространенных в СССР, наиболее сложна систематика *Urtica dioica* L. и близких к нему *U. galeopsifolia* Wierzb. ex Opiz, *U. pubescens* Ledeb., *U. sondenii* (Simm.) Avror. В литературе встречаются самые разные мнения о границах и отличительных особенностях *U. dioica*, для которого характерна исключительно широкая изменчивость, иногда перекрывающая признаки других названных таксонов. С неопределенностью объема этого вида связана дискуссионность систематического положения *U. galeopsifolia*, *U. pubescens*, *U. sondenii*, которые мы будем называть критическими видами. Эти таксоны нередко понижались в ранге и рассматривались в пределах *U. dioica* как его подвиды, разновидности, а иногда и как синонимы; отдельные систематики тем не менее отстаивали их видовой статус. Например, *U. galeopsifolia* со времени первоописания (Opiz, 1825, цит. по: Domin, 1943) иногда понимался в ранге вида (Pokorny, 1883; Лоначевськиї, Котов, 1952; Миняев, 1981), нередко — разновидности (Weddell, 1869; Kerner, 1876; Domin, 1944; Soó, 1970, и др.), подвида (Chrtek, 1981) или сводился в синонимы (Ball, 1964).

Для удобства исследования группу из упомянутых 4 видов мы объединяем под названием «комплекс видов из родства *U. dioica*» или для краткости — «комплекс *U. dioica*». Систематика и эколого-географические особенности представителей этого комплекса и будут рассмотрены в настоящей статье.

Основным материалом для работы служили коллекции Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE). Изучены также образцы, хранящиеся в других Гербариях Ленинграда (LECB, WIR), Москвы (MW, MHA, MOSP, MOSM), Киева (KW), Минска (MSK), Сыктывкара (SYKO), Кировска, Саратова (SARAT), Томска (TK), Новосибирска (NS), а также зарубежных Гербариев: Королевского ботанического сада в Кью (K), Будапештского музея естественной истории (BP), Музея естественной истории в Стокгольме (S), университета в Осло (O). Нам удалось наблюдать все изучаемые виды в природной обстановке в различных районах европейской части СССР (Кольский п-ов, Ленинградская обл., Белорусское Полесье, окрестности г. Киева, г. Канева, Саратовская обл., дельта Волги) и Западной Сибири (окрестности г. Томска и г. Новосибирска).

Согласно литературным данным, виды, входящие в комплекс *U. dioica*, различаются в основном признаками опушения и формой листьев. Чтобы проверить наследуемость и выявить степень изменчивости этих признаков и тем самым установить возможность их использования в таксономии, мы проводили специальные наблюдения за растениями в природе и в культуре на экспериментальном участке.

У видов рода *Urtica* имеются, как известно, простые неветвистые и жгучие волоски.[1] Мы пришли к выводу, что опушение из простых волосков и наличие жгучих — два самостоятельных таксономических признака; между обилием волосков этих двух типов корреляции нет. Наблюдения на экспериментальном участке показали, что оба признака находятся под генетическим контролем: обилие как простых, так и жгучих волосков у дочерних растений в подавляющем большинстве случаев существенно не изменяется по сравнению с родительскими и при вегетативном, и при семенном размножении. Это заключение согласуется с мнениями, высказанными в литературе. D. Woodland (1975), исследуя североамериканские крапивы из той же подсекции, что и наши объекты, установил, что опушение находится под генетическим контролем. К выводу о генетической обусловленности обилия жгучих волосков на растении пришли также A. Pollard и D. Briggs (1982), изучая изменчивость *U. dioica* в Великобритании.

Кроме того, наши наблюдения показали, что для целей систематики следует использовать характер опушения (простыми волосками) стебля и листьев, так как оси соцветий и сегменты околоцветника опушены у рассматриваемых видов более или менее одинаково. Жгучие волоски имеются у всех видов на стебле, черешках и осях соцветий, а таксономическое значение имеет лишь присутствие или отсутствие их на листовой пластинке.

Изучение признаков формы листа у растений в культуре дает основание считать, что относительная длина листовой пластинки (отношение ее длины к ширине) и отношение длины пластинки к длине черешка довольно постоянны при изменении условий обитания растений (например, при изменении освещенности), хотя абсолютные размеры могут различаться. Довольно постоянен и такой признак, как число пар зубцов по краю листа.

Для понимания взаимоотношений таксонов в рассматриваемом комплексе видов важно установить объем и отличительные признаки *U. dioica* — крайне полиморфного и широко распространенного вида, встречающегося в различных местообитаниях, как естественных, так и рудеральных (почти единственное требование к условиям произрастания — богатство почвы нитратами).

При анализе изменчивости *U. dioica* мы отказались от выделения многочисленных внутривидовых таксонов, как это сделано в ряде работ (Ascherson, Graebner, 1911; Domin, 1944; Soó, 1970, и др.). Тем не менее мы считаем необходимым выделить в пределах *U. dioica* 3 основных типа морфологической организации (морфотипа), в некоторой степени коррелирующих с экологическими и географическими особенностями, не придавая им формального таксономического ранга. В основу выделения морфотипов положены признаки опушения.

Характерный признак многих представителей *U. dioica* — наличие жгучих волосков на листовой пластинке. Это преобладающий по числу особей морфотип в пределах рассматриваемого вида. Такие растения мы считаем «типичными» *U. dioica*. Наряду со жгучими волосками листовая пластинка у них обычно рассеяно опушена и простыми. Эти растения встречаются по всему ареалу *U. dioica* в разных экологических условиях, но наиболее обычны по рудеральным местам.

Кроме того, среди *U. dioica* имеются растения с немногочисленными простыми волосками, но без жгучих волосков на листовой пластинке. Волоски располагаются главным образом по жилкам на нижней стороне листа. Иногда лист может быть опушен довольно сильно, но тогда стебель у растения почти голый, есть формы с хорошо опушенным стеблем, но почти голой пластинкой, т. е. у *U. dioica* все части растения не бывают сильно опушенными. Особи с та-

---

[1] Кроме того, имеются и железистые волоски, но они очень мелкие (около 5 мкм дл.) и при обычных методах исследования незаметны.

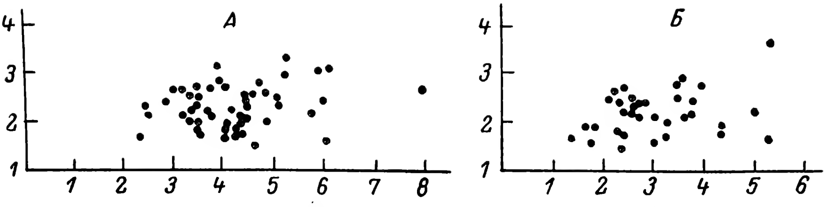


Рис. 1. Изменчивость признаков формы листа у некоторых популяций *Urtica dioica*.

А — популяция из окрестностей оз. Отрадного, Карельский перешеек, Ленинградская обл. (численность выборки — 50 особей); *Б* — популяция из Каневского заповедника, Черкасская обл. УССР (численность выборки — 34 особи). *По оси абсцисс* — отношение длины листовой пластинки к длине черешка, *по оси ординат* — относительная длина (отношение длины листовой пластинки к ее ширине).

ким опушением чаще произрастают в естественных фитоценозах, однако их изредка можно встретить и на рудеральных местах.

Наконец, среди *U. dioica* имеются растения, лишенные как простых, так и жгучих волосков на листовой пластинке. Встречаются они редко, почти исключительно в естественных, ненарушенных местообитаниях (Рязанская обл., Спасский р-н, Окский государственный заповедник, ольшанник по берегу оз. Ерус, 1 VII 1977, В. Тихомиров, С. Волгин, № 12 724 (MW) и, как правило, имеют широкую листовую пластинку с глубокосердцевидным основанием.

Признаки формы листа у *U. dioica* довольно изменчивы, но почти не коррелируют с особенностями опушения, за исключением растений, относящихся к последнему морфотипу. Относительная длина пластинки варьирует в пределах 1.5—3.5, редко до 4,[2] отношение длины пластинки в длине черешка в пределах 1.5—5, иногда до 6. По краю листа имеется обычно 15—26 пар зубцов, иногда больше (рис. 1, 2).

Для *U. dioica*, как нами было показано ранее (Гельтман, 1984), характерен преимущественно тетраплоидный набор хромосом (2n=52), редко — диплоидный (2n=26). Следует подчеркнуть, что тетраплоидами являются растения, различные по морфологии, из разных экологических условий и частей ареала.

В СССР *U. dioica* распространен почти по всей европейской части, по всему Кавказу, в Западной Сибири, кроме Крайнего Севера, в Средней Азии, за исключением пустынных районов; в Восточной Сибири его ареал выклинивается южнее примерно 60° с. ш. и доходит до оз. Байкал (рис. 3). В Забайкалье, Якутии и на Дальнем Востоке это растение встречается только как заносное (Ярмоленко, 1936; Белая, 1981; Хохряков, 1981; Ворошилов, 1982).

Анализируя географическую изменчивость *U. dioica*, отметим, что этот вид в пределах СССР довольно однороден; тем не менее в отдельных случаях можно обнаружить различия между растениями из разных частей ареала. Так, у сибирских популяций по сравнению с европейскими несколько меньше доля типичных *U. dioica* и относительно больше особей без жгучих волосков на листовой пластинке. Однако это относится в основном к растениям из естественных обитаний: в рудеральных условиях везде преобладают экземпляры с листовой пластинкой, покрытой жгучими волосками.

Довольно отчетливо выделяются лишь среднеазиатские популяции *U. dioica*,

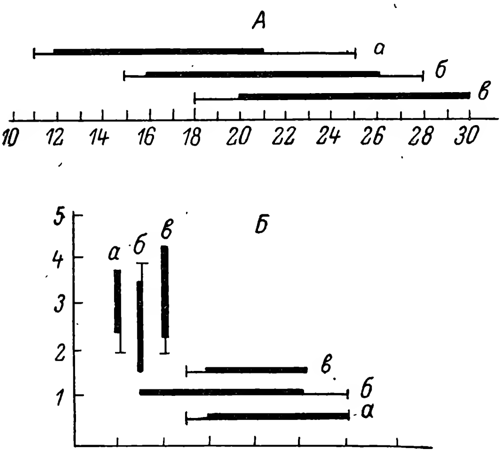


Рис. 2. Изменчивость признаков формы листа у *Urtica sondenii* (*а*), *U. dioica* (*б*), *U. galeopsifolia* (*в*).

Пределы варьирования показаны *стрелками*, *утолщенные линии* — наиболее часто встречающиеся значения признаков. *А* — число пар зубцов по краю листа; *Б*: *по оси абсцисс* — отношение длины листовой пластинки к длине черешка, *по оси ординат* — относительная длина.

---

[2] Как и ранее (Гельтман, 1983), все размеры мы приводим для листьев при узле с самыми нижними хорошо развитыми соцветиями.

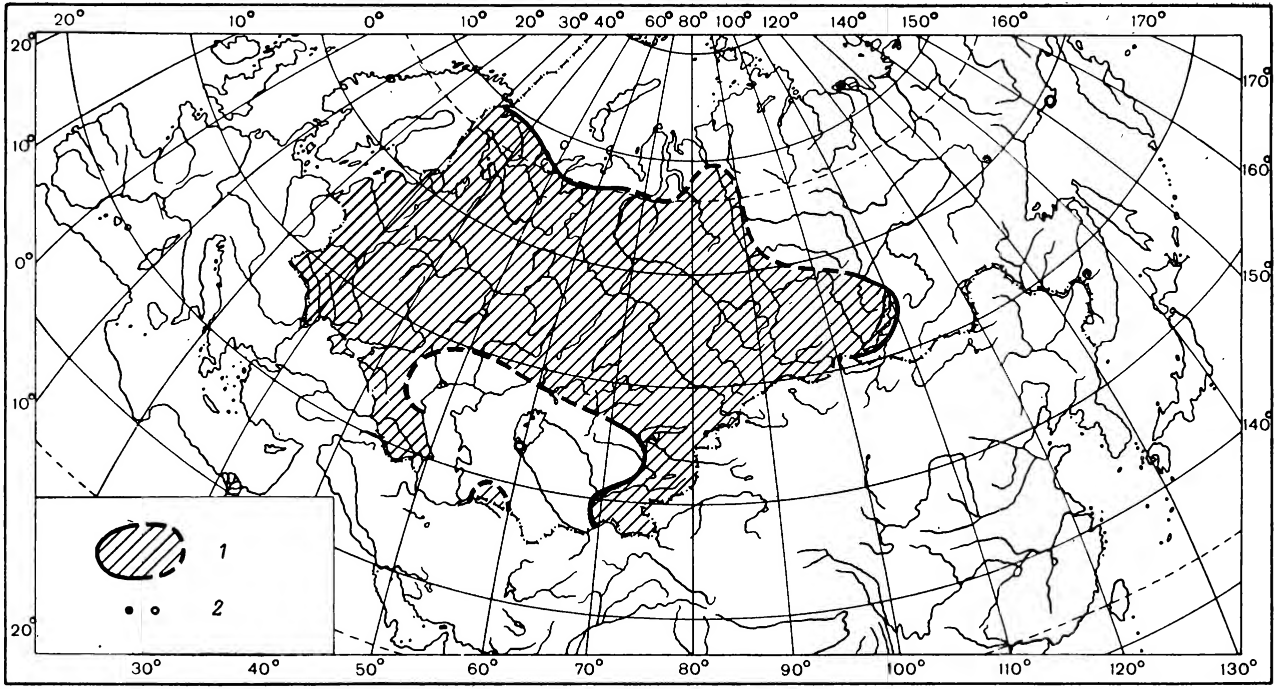


Рис. 3. Распространение *Urtica dioica* в СССР.

Здесь и на рис. 6: *1* — основной ареал, *2* — заносные обитания (*точки* — данные гербариев, *кружки* — литературные сведения).

приуроченные к горам Памира и отчасти Тянь-Шаня и Копетдага. Листовая пластинка у этих растений светло-зеленого цвета, покрыта жгучими, но лишена простых волосков, нередко сложена по главной жилке. Некоторые особенности сближают эту форму с *U. dioica* subsp. *afganica* Chrtek, который описан из Афганистана (Chrtek, 1974). Эти своеобразные среднеазиатские растения нами изучены только на основании довольно немногочисленных гербарных сборов и нуждаются в более подробном исследовании, в том числе с применением кариологического метода. Пока такие работы не проведены, мы не выделяем эту форму таксономически, так как ей присущ основной, по нашему мнению, признак *U. dioica* — наличие жгучих волосков на листовой пластинке; возможные ее связи с другими членами комплекса *U. dioica* будут рассмотрены ниже.

Растения с очень многочисленными жгучими волосками иногда выделялись таксономически и рассматривались как *U. hispida* DC., а чаще как *U. dioica* var. (subvar.) *hispida* (DC.) Wedd. Недавно J. Chrtek (1981) предложил понимать их как *U. dioica* subsp. *hispida* (DC.) Chrtek, основываясь на большей встречаемости таких растений в Средиземноморье, чем в других частях ареала. Мы, однако, не считаем целесообразным выделять их в особый подвид. Как уже отмечалось, типичные *U. dioica* всегда имеют жгучие волоски на листовой пластинке, на других частях растения их обычно тоже довольно много; если у отдельных особей жгучих волосков больше, то это скорее всего следствие обычной неоднородности популяций. Как показывают наши наблюдения, такие растения встречаются в виде примеси почти в каждой популяции рудеральной *U. dioica* в разных частях его ареала; например, мы отмечали подобные особи в Ленинградской обл. и на Кольском п-ове.

Характеристику критических видов, которые в отличие от *U. dioica* являются диплоидами (Гельтман, 1984), начнем с *U. galeopsifolia*, основной отличительный признак которого — сильное опушение всего растения простыми волосками 0.4—0.7 мм дл. Особенно обильны волоски в верхней части стебля и на нижней стороне листа, где они образуют сплошной мягкий ворс. Жгучие волоски у представителей этого вида немногочисленны, а на листовой пластинке их обычно нет.

С опушением коррелируют и другие морфологические признаки. Так, первые (самые нижние) соцветия у *U. galeopsifolia* обычно образуются на уровне 13—22 узла, тогда как у *U. dioica* — на уровне 7—14. С этим, по-видимому, связаны различные сроки начала цветения: *U. dioica* зацветает в конце июня, а *U. galeopsifolia* — во второй половине июля.

Типичные экземпляры *U. galeopsifolia* несколько отличаются формой листовой пластинки. Ее относительная длина изменяется в пределах 2—3.6, у большинства растений — 2.5—3.6, т. е. у этого вида не бывает очень широких листьев. Край листа у *U. galeopsifolia* обычно с 20—30 парами зубцов, тогда как у *U. dioica* в большинстве случаев не более 25 пар (см. рис. 2). Однако отличия *U. galeopsifolia* по форме листа в целом не очень значительны, нередко перекрываются изменчивостью *U. dioica* и могут служить только дополнительным таксономическим признаком.

U. galeopsifolia обособлен от *U. dioica* и экологически, он приурочен к сильно увлажненным местообитаниям: низинным болотам, черноольховым лесам, поймам рек. Как сорное и рудеральное растение встречается очень редко. Так, например, в окрестностях с. Мошны Черкасской обл. *U. galeopsifolia* растет на низинном болоте, которое располагается в котловине, окруженной холмами. *U. dioica* встречается по холмам в довольно сухих вторичных грабовых лесах, а также по дамбе, пересекающей болото; в составе собственно болотной растительности этого вида нет.

Хотя типичные *U. galeopsifolia* и *U. dioica* различаются весьма отчетливо, резкую грань между этими видами иногда провести затруднительно, они связаны промежуточными формами. Труднее всего бывает разграничить *U. galeopsifolia* и формы *U. dioica* без жгучих волосков на листовой пластинке; особенно это относится к растениям, произрастающим на переходных местообитаниях, например на осушенных торфяниках. Следует также обратить внимание на своеобразные экземпляры, которые нередко встречаются в виде небольшой примеси в популяциях *U. galeopsifolia*: листовая пластинка у них голая или

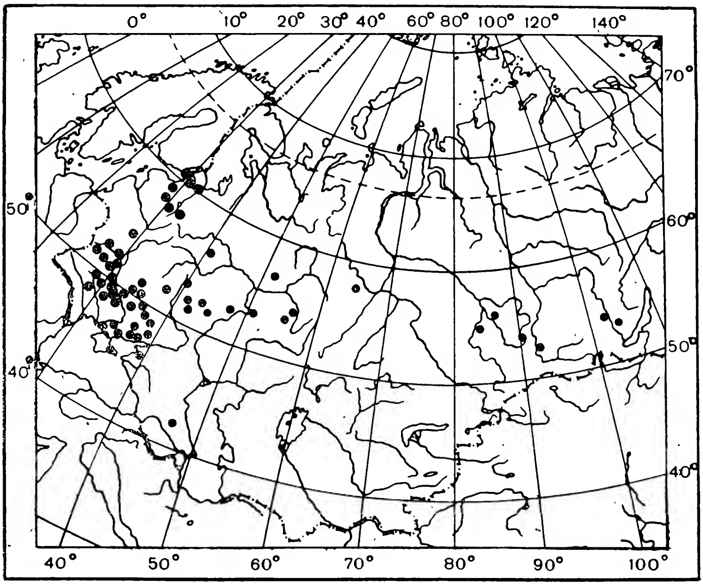


Рис. 4. Распространение *Urtica galeopsifolia* в СССР.

Здесь и на рис. 5: *точки* — данные гербариев.

почти голая, но по форме она очень сходна с типичными экземплярами *U. galeopsifolia* (Новгородская обл., между городами Чудово и Малая Вишера, ольшанник над поймой правого берега р. Волхов в 6—7 км к западу от ст. Дубцы, 1 VIII 1974, Н. Н. Цвелев (LE)); у двух таких растений мы выявили диплоидный набор хромосом (Припятский заповедник, № 182/1, 182/4 — см.: Гельтман, 1984). Такие экземпляры мы относим к *U. dioica*, так как у них практически нет опушения — основного отличия *U. galeopsifolia*.

Ареал *U. galeopsifolia* обычно ограничивали только Средней и Юго-Восточной Европой. Мы установили, что этот вид распространен шире. Имеющиеся (правда, пока неполные) данные дают основание считать, что в СССР он встречается в европейской части южнее примерно 60° с. ш., на Кавказе, а также выклинивается в южных районах Сибири, где доходит до р. Ангары (рис. 4).

Как показали наши исследования, вблизи северной границы ареала (в Ленинградской обл.) особи *U. galeopsifolia* опушены не столь интенсивно, как типичные формы (окр. дер. Лахта, правый берег р. Каменки, черноольшанник таволговый, 18 VIII 1981, Д. В. Гельтман, № 426/4 (LE)) южный берег оз. Вуокса, сероольшанник по берегу озера, 16 IX 1980, Д. В. Гельтман, № 191/1 (LE)). Самые северные местонахождения типичных форм *U. galeopsifolia*, по нашим данным, — бассейн р. Плюссы на севере Псковской обл. (Лужский у., бассейн р. Плюссы, окр. дер. Олешно, черноольхово-березовый лес по р. Керенке, 9 VIII 1923, Ю. Цинзерлинг, № 546 (LE)) и юго-восток Кировской обл. (Вятская губ., Малмыжский у., Каксинская лесная дача, по дороге из дер. Орловы в дер. Бална. 23 IX 1927, М. М. Ожегов, Л. Колокольников, № 1927 (LE)). Наиболее обычен *U. galeopsifolia* в более южных районах европейской части СССР, примерно южнее 54 ° с. ш.

Очевидно, *U. galeopsifolia* довольно широко распространен в зарубежной Европе, так как из разных ее частей имеются указания о произрастании опушенных форм *U. dioica* (Hegi, 1912; Hayek, 1927; Wylczyński, 1921; Soó, 1970; Chrtek, 1981). Однако недостаток гербарного материала не позволяет нам пока хотя бы в общих чертах охарактеризовать распространение этого вида за пределами СССР. Можно лишь отметить просмотренные нами образцы из Венгрии (Comit. Somogy, in phragmitetis «Nagy Bereck» inter Fongód et Kéthely, A. De Degen, 5 VII 1912 (BP); Hungaria: in paludosis ad Keszthely versus Fenek, 15 VIII, E. Kovia, 1873 (BP)) и из Нидерландов (Between Leiden and Rijnsburg (prov. Zuid-Holland), fallow-land along the Rhine, 9 VIII 1948, R. A. Maas

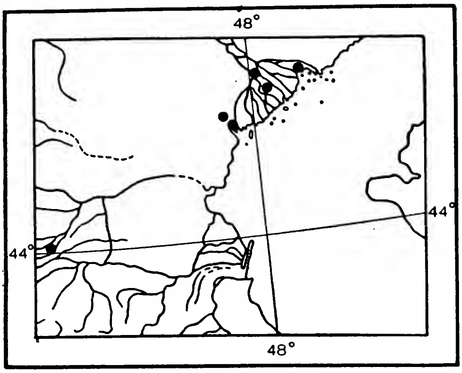


Рис. 5. Распространение *Urtica pubescens* в СССР.

Gesteranus, N 4299 (K)), аналогичные образцам *U. galeopsifolia* из европейской части СССР.

U. pubescens сходен с *U. galeopsifolia*, но отличается рядом мелких признаков, и в первую очередь длиной простых волосков, покрывающих листья и стебель. У типичных образцов *U. pubescens* волоски не превышают 0.25—0.3, а у *U. galeopsifolia* они обычно не менее 0.4 мм дл.; эти различия, согласно нашим наблюдениям над растениями в культуре, являются наследственно закрепленными. Кроме того, у *U. pubescens* 2—3 верхних стерильных и 2—4 нижних фертильных междоузлий короткие и обычно едва превышают длину черешков листьев, а нередко короче их. На эту особенность указывал еще К. Ф. Ледебур (Ledebour, 1833 : 240) в первоописании: «internodiis inferioribus petiolo vix longioribus», позднее он писал: «internodiis petiolo brevioribus» (Ledebour, 1850 : 638). У *U. galeopsifolia*, по нашим данным, междоузлие не менее чем в 1.4, обычно же примерно в 2 раза длиннее черешка. Наконец, *U. pubescens* отличается несколько более крупными зубцами по краю листа, а также более широкими прилистниками (не менее 3—4, у *U. galeopsifolia* обычно 1—2 мм шир.). По каждому из указанных признаков есть известное перекрывание, но по их комплексу *U. pubescens* и *U. galeopsifolia* удается разделить удовлетворительно.

По имеющимся у нас данным (рис. 5), *U. pubescens* распространен в основном в дельте Волги, где растет в сильно увлажненных зарослях тростника и других влаголюбивых растений. В прошлом веке он был собран в окрестностях Пятигорска, но с тех пор там не отмечался.

Иногда встречаются особи, в той или иной мере промежуточные между *U. galeopsifolia* и *U. pubescens*. Так, мы встретили растение, у которого наряду с длинными волосками есть и немало коротких (Саратовская обл., Лысогорский р-н, окр. дер. Невежкино, 4 VII 1980, № 36/1). Первоначально (Гельтман, 1982) мы относили это растение к *U. pubescens*, но после более подробного изучения пришли к мнению, что его признаки ближе к *U. galeopsifolia*. Встречаются также и растения, промежуточные между *U. pubescens* и *U. dioica*, такие особи довольно сильно опушены простыми волосками, но на листовых пластинках у них есть и жгучие волоски.

Последний из критических видов, *U. sondenii*, отличается в первую очередь тем, что на листовой пластинке у его экземпляров нет ни простых, ни жгучих волосков; на стебле и черешках те и другие волоски немногочисленны. У менее типичных форм имеются единичные волоски 0.3—0.6 мм дл. по жилкам на нижней стороне листа.

Листовая пластинка у *U. sondenii* от светло- до желто-зеленой, ее относительная длина составляет 2.4—3.8, у менее типичных форм это отношение может быть меньше, но, как правило, не менее 2 (см. рис. 2). Черешок короче пластинки в 3—6 раз; основание листа клиновидное, округлое или усеченное, редко — слабосердцевидное (глубина выемки до 2 мм). Край листовой пластинки не более чем с 25 парами зубцов, обычно их меньше — 13—21 (см. рис. 2). В отличие от *U. dioica* силлептические побеги у *U. sondenii* развиты слабо и обычно не бывают фертильными.

Труднее всего различить *U. sondenii* и особи *U. dioica*, не имеющие простых и жгучих волосков на листовой пластинке. Такие формы *U. dioica* отличаются от *U. sondenii* широкой (относительная длина менее 2) темно-зеленой листовой пластинкой с глубокосердцевидным (глубина выемки до 5 мм) основанием, иногда с многочисленными (свыше 25 пар) зубцами по краю листа, а также сильным развитием фертильных силлептических побегов. Однако резкую грань между названными формами *U. dioica* и *U. sondenii* провести не всегда удается;

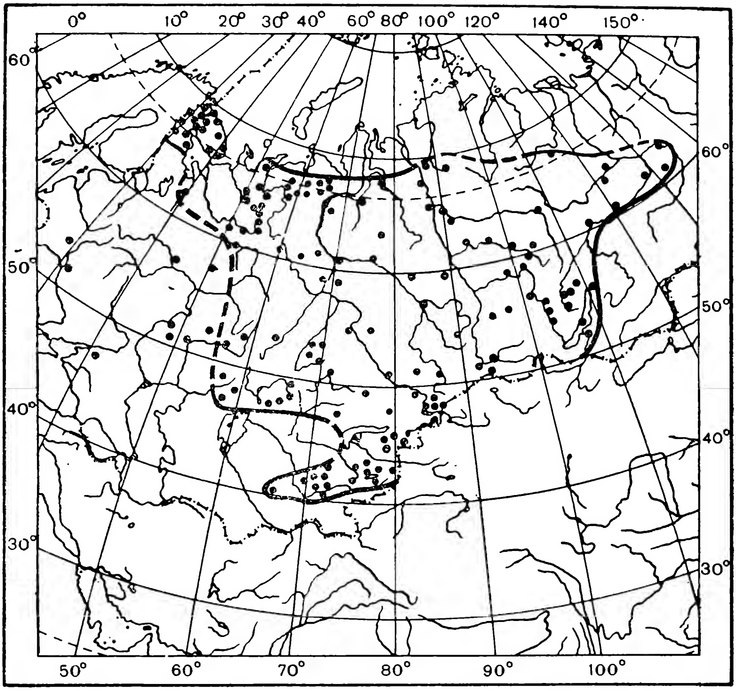


Рис. 6. Распространение *Urtica sondenii* в СССР.

не во всех случаях можно с уверенностью определить и промежуточные формы, сходные с *U. sondenii* по характеру листа, но с немногочисленными простыми и жгучими волосками на листовой пластинке.

H. Simmons (1910) и Н. А. Аврорин (1956) указывали на такой отличительный признак *U. sondenii*, как наличие широких, почти округлых листьев с тупой верхушкой на первых 2—3 узлах стебля и на стерильных летних корневищных побегах. Однако, по нашим наблюдениям, этот признак невозможно применять как отличительный, поскольку листья такой формы на побегах подобного рода имеются и у *U. dioica*.

В литературе обычно указывалось, что *U. sondenii* распространен только на севере Европы: в горах Северной Скандинавии, на Кольском п-ове, севере европейской части СССР, Полярном Урале (Selander, 1947; Аврорин, 1956; Hylander, 1966; Mäkinen e. a., 1982, и др.), и лишь отдельные авторы (Hultén, 1958; Толмачев, 1966) высказывали предположения о возможности произрастания этого вида в Сибири. Наши исследования показали, что *U. sondenii* распространен значительно шире, чем считалось ранее (рис. 6). Основная часть ареала этого вида лежит в Западной и Восточной Сибири, на восток он доходит до Байкала (бассейн р. Верхней Ангары, окр. дер. Ченчи, сосново-березовый лес у подножия гор, 19 VIII 1912, В. Сукачев, Г. Поплавская, № 796 (LE); бассейн р. Ангары, ручей Сухой близ дер. Распутиной, в пойме, 5 VIII 1931, Я. Васильев, А. Коровин, № 488 (LE)) и среднего течения Лены и Алдана (Якутская обл. и окр., ивняк по берегу р. Крестьяр около с. Амгинского, 5 VII 1912, В. Дробов, № 429 (LE); луг на первой террасе Алдана у устья р. Кокан, 16 VII 1928, В. Коржевин, № 620 (LE)). *U. sondenii* встречается также на севере и востоке Казахстана (Семипалатинская обл., Зайсанский у., горы Саур, долина р. Темыр-су у заимки Хохлова, 25 VI 1907, Вл. и А. Резниченко, № 349 (LE); Акмолинская обл., Атбасарский у., р. Белеудты выше р. Дюсенбай, луга, 14 VI 1914, И. М. Крашенинников, № 5300 (LE); Тургайская обл. у., р. Калмак, в зарослях ивы по берегам, 7 VI 1913, М. Д. Спиридонов (LE)), проникает на юг до горных систем Киргизии (Кара-Киргизия, урочище Шараф, по ручью (из Гавы в Арсланбоб), 20 VIII 1925, П. С. Массагетов, № 169 (LE)) и, очевидно, заходит в северные районы Монголии и в западную Джунгарию. В европейской части СССР этот вид распространен главным образом на ее севере (Кольский п-ов, Архангельская обл., Коми АССР), но изредка произрастает и в более южных районах. Кроме того, его ареал включает горы Северной Скандинавии.

Как неоднократно отмечалось в литературе (Simmons, 1910; Selander, 1947; Аврорин, 1956; Benum, 1958; Hultén, 1958; Nurmi, 1980, и др.), *U. sondenii* приурочен в основном к естественной растительности и в отличие от *U. dioica* редко встречается в составе рудеральных сообществ. По нашим наблюдениям, на Кольском п-ове *U. sondenii* приурочен в основном к поймам таежных рек и растет в прибрежных зарослях ив или на небольших довольно сухих прирусловых лугах вместе с *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch., *Filipendula ulmaria* L. Такие ивовые заросли, небольшие вейниковые луга, а также их сочетание (иво-луга) — характерный элемент первичной растительности бореальных и субарктических пойм (Липатова, 1980). Судя по гербарным и литературным данным, и в других частях ареала рассматриваемый вид встречается в основном в поймах.

Необходимо отметить, что экземпляры *U. sondenii* из таежных (Сибирь, север европейской части СССР) и внетаежных (Казахстан, Киргизия) районов несколько различны. У казахстанских и киргизских растений листовая пластинка нередко сложена по главной жилке, черешок в 5—6 раз короче пластинки (у остальных *U. sondenii* в 3—5 раз). Эти различия свидетельствуют, по нашему мнению, о том, что идет постепенный процесс дифференциации таежных и внетаежных популяций, который может привести к образованию двух географических рас. Однако мы пока не придаем этим группам популяций таксономического ранга, так как, чтобы решить, насколько они обособлены, необходимы дальнейшие исследования с привлечением более обширного материала.

Как уже отмечалось выше, в горах Памира, Тянь-Шаня и Копетдага произрастают своеобразные формы *U. dioica*, сходные с *U. dioica* subsp. *afganica*. Эти растения отличаются от *U. sondenii* наличием жгучих волосков на листовой пластинке, но проявляют сходство с нетаежными (казахстанскими и киргизскими) популяциями этого вида: у тех и других очень сходны, если не одинаковы, цвет, форма и размеры листовой пластинки, а также отсутствуют простые волоски. По-видимому, формирование отмеченной своеобразной среднеазиатской расы *U. dioica* происходило в тесной связи с *U. sondenii*.

Как было показано нами ранее (Гельтман, 1983), к *U. sondenii* относится ряд указаний о произрастании *U. angustifolia* Fisch. ex Hornem. в отдельных районах СССР.

Некоторые исследователи сближают *U. sondenii* с североамериканским *U. gracilis* Ait. Так, S. Selander (1947) относил *U. sondenii* из Скандинавии к североамериканскому таксону, рассматривая последний как *U. dioica* subsp. *gracilis* (Ait.) Sel. A. Löve и D. Löve (1975) считают скандинавские растения подвидом североамериканского вида *U. gracilis* subsp. *sondenii* (Simm.) A. et D. Löve. Мы, несмотря на определенное сходство *U. sondenii* с экземплярами *U. gracilis* с северо-восточного побережья Северной Америки, не находим возможным включать *U. sondenii* в объем *U. gracilis* по следующим причинам. Во-первых, *U. gracilis* — однодомное растение, а не двудомное, как *U. sondenii*. Во-вторых, согласно новейшим исследованиям (Woodland, 1982; Woodland e. a., 1982), *U. gracilis* (*U. dioica* subsp. *gracilis* в трактовке отмеченных авторов) — очень полиморфный таксон, состоящий из двух хромосомных рас с различным уровнем плоидности и включающий растения, значительно отличающиеся от *U. sondenii*, например широколистные формы, распространенные по Тихоокеанскому побережью Северной Америки. Вместе с тем сходство *U. sondenii* с отдельными популяциями *U. gracilis* может дать определенный материал для понимания эволюционных связей североамериканских и евразиатских крапив.

Таким образом, имеющиеся данные показывают, что критические таксоны — *U. galeopsifolia*, *U. pubescens*, *U. sondenii* — отличаются от *U. dioica* морфологически, по степени плоидности, имеют географическую и экологическую определенность. Все это, по нашему мнению, дает основание для того, чтобы не включать критические таксоны в объем *U. dioica* и рассматривать их как самостоятельные виды. Этому выводу, как мы считаем, не противоречит наличие промежуточных форм между критическими видами и *U. dioica* (а также между *U. galeopsifolia* и *U. pubescens*), поскольку такие растения встречаются, как правило, в виде незначительной примеси в популяциях, образованных особями, которые можно с определенностью отнести к тому или иному виду. Появление растений с промежуточными признаками связано либо с гибридизацией, либо с широкой изменчивостью *U. dioica.*

ЛИТЕРАТУРА

Аврорин Н. А. Сем. Крапивные — *Urticaceae.* — В кн.: Флора Мурманской области. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 132—140. — *Белая Г. А.* Сем. Крапивные — *Urticaceae.* — В кн.: Определитель сосудистых растений Камчатской области. М.: Наука, 1981, с. 73—74. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Гельтман Д. В.* О числах хромосом *Urtica dioica* s. l. (*Urticaceae*) (на материале из средней полосы европейской части СССР). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 6, с. 788—793. — *Гельтман Д. В.* Род *Urtica* (*Urticaceae*) во флоре Восточной Сибири и Дальнего Востока СССР. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 2, с. 194—207. — *Гельтман Д. В.* Цитотаксономическое изучение видов рода *Urtica* (*Urticaceae*) флоры СССР. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 11, с. 1524—1530. — *Липатова В. В.* Растительность пойм. — В кн.: Растительность европейской части СССР. М.: Наука, 1980, с. 346—372. — *Лоначевський О. О., Котов М. І.* Род. Кропивові — *Urticaceae.* — В кн.: Флора УРСР. Т. 4. Київ: Вид-во АН УРСР, 1952, с. 160—170. — *Миняев Н. А.* Сем. Крапивные — *Urticaceae.* — В кн.: Определитель высших растений северо-запада европейской части РСФСР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981, с. 144. — *Толмачев А. И.* Сем. Крапивные — *Urticaceae.* — В кн.: Арктическая флора СССР. Вып. 5. М.; Л.: Наука, 1966, с. 138—140. — *Хохряков А. П.* Флора Магаданской области. Вып. 1. Владивосток, 1981. 57 с. (Препринт / ДВНЦ АН СССР). — *Ярмоленко А. В.* Сем. Крапивные — *Urticaceae.* — В кн.: Флора СССР. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 384—405. — *Ascherson P., Graebner P.* *Urticaceae.* Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Bd 4, Lf. 73—74. Leipzig: Engelmann, 1911, S. 601—627. — *Ball P. W.* *Urtica.* — In: Flora Europaea. Vol. 1. Cambridge: Univ. Press, 1964, p. 67—68. — *Benum P.* Flora of Troms fylke. — Tromso Mus. Skrif., 1958, vol. 6, p. 1—402. — *Chrtek J.* *Urticaceae.* — In: *Rechinger K. H.* Flora Iranica, N 105. Graz, 1974. 16 S. — *Chrtek J.* Poznamky ke květeně slovenska. — Čas. Nar. Mus., Rad. Prir., 1981, t. 150, N 3—4, s. 209—216. — *Domin K.* Filipa Maximiliana Opize «Naturalientausch» (1823—1830). Praha, 1943. 44 s. — *Domin K.* Monografická studie o koprive dvoudome (*Urtica dioica* L.). — Čas. Čes. Lekarn., 1944, t. 57, N 7—8, s. 59—75. — *Hayek A.* Prodromus florae peninsulae Balcanicae. Vol. 1. Dahlem bei Berlin, 1927. 1193 S. — *Hegi G.* Illustrierte flora von Mittel-Europa. Bd 3. München: Lehmann, 1912. 606 S. — *Hultén E.* The amphi-atlantic plants and their phytogeographical connections. Stockholm: Almquist, Wiksell, 1958. 340 p. — *Hylander N.* Nordisk kärlväxtflora. Bd 2. Stockholm: Almquist, Wiksell, 1966. 456 S. — *Kerner A.* Die Vegetations-Verhältnisse des mittleren und östlichen Ungarns und angrenzenden Siebenbürgens. LXXXIII. — Österr. Bot. Zeitschr., 1876, Bd 26, N 2, S. 49—54. — *Ledebour C. F.* Flora Altaica. Vol. 4. Berolini: G. Reimeri, 1833. 336 p. — *Ledebour C. F.* Flora Rossica. Vol. 3, part 2. Stuttgartiae: Sumt. Libr. E. Schweizerbart, 1850. 886 p. — *Löve A., Löve D.* Nomenclatural notes on arctic plants. — Bot. Not. (Lund), 1975, vol. 128, N 4, p. 497—523. — *Mäkinen Y., Kallio P., Laine U.. Nurmi J.* Vascular flora of Inari Lapland. 5. *Urticaceae—Caryophyllaceae.* — Rep. Kevo Subarctic Res. Stat., 1982, vol. 18 p. 10—94. — *Nurmi J.* Pohjannokkonen (*Urtica dioica* subsp. *sondenii*) Etelä-Suomesse. — Mem. Soc. Fauna Flora Fenn., 1980, vol. 56, N 4, p. 127—132. — *Pokorny A.* Beitrage zur Flora des ungarischen Tieflandes. — Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 1883, Bd 10, S. 283—290. — *Pollard A. J., Briggs D.* Genecological studies of *Urtica dioica* L. I. The nature of intraspecific variation in *Urtica dioica.* — New. Phytol., 1982, vol. 92, N 3, p. 453—473. — *Selander S.* *Urtica gracilis* Ait. in Fennoscandia. — Svensk. Bot. Tidskr., 1947, Bd 41, N 2, S. 264—282. — *Simmons H. G.* Floran och vegetationen i Kiruna. Lund: Berlingska Boktryckeriet, 1910. 403 S. — *Soó R.* A magyar flóra és vegetácio rendszertani növényföldrajzi kézikönyve. K. 4. Budapest: Akadémiai kiado, 1970. 614 ol. — *Weddell H. A.* *Urticaceae.* — In: *De Candolle A. P.* Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Vol. 16, part 1. Paris, 1869, p. 32—235. — *Woodland D. W.* Biosystematics of the perennial North American species of *Urtica.* — Dissert. Abstr. Intern., 1975, vol. 35, N 11, p. 5267. — *Woodland D. W.* Biosystematics of the perennial North American taxa of *Urtica.* II. Taxonomy. — Syst. Bot., 1982. vol. 7, N 3, p. 282—290. — *Woodland D. W., Bassett I. J., Crompton C. W., Forget S.* Biosystematics of the perennial North American taxa of *Urtica.* I. Chromosome number, hybridization and palynology. —Syst. Bot., 1982, vol. 7, N 3, p. 269—281. — *Wylczyński T.* *Urticales.* — In: Flora Polska. T. 2. Kraków, 1921, s. 47—56.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 XI 1985.

SUMMARY

Critical species, *Urtica galeopsifolia*, *U. pubescens* and *U. sondenii*, are treated in some works as subspecies, varieties and even synonyms of the extremely polymorphic *U. dioica*. The revision of that complex of taxa allowed the author to suggest that *U. galeopsifolia*, *U. pubescens* and *U. sondenii* are separate species because they differ from *U. dioica* in morphology (although they are connected with it by a few intermediate forms) and ecology and have differences in geographical distribution.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.331.2 : 582.675

В. Ф. Тарасевич, В. П. Серов

МОРФОЛОГИЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРА ПЫЛЬЦЫ РОДОВ *CLEMATIS* И *ATRAGENE* (*RANUNCULACEAE*) В СВЯЗИ С ИХ СИСТЕМАТИКОЙ

V. F. TARASEVICH, V. P. SEROV. THE MORPHOLOGY AND ULTRASTRUCTURE OF POLLEN IN THE GENERA *CLEMATIS* AND *ATRAGENE* (*RANUNCULACEAE*) IN CONNECTION WITH THE SYSTEMATICS

Проведено изучение морфологии пыльцевых зерен и ультраструктуры спородермы 19 видов рода *Clematis* и 5 видов рода *Atragene*. Установлено наличие двух типов пыльцевых зерен: 3-бороздного и многобороздкового. Ультраструктура поверхности экзины довольно однообразна и типична для трибы *Anemoneae* сем. *Ranunculaceae*. На ультратонких срезах обнаруживается наличие в спородерме покрова, стерженьков, подстилающего слоя, тонкой эндэкзины и мощной интины. Палинологические данные не противоречат выделению *Atragene* в самостоятельный род.

Во флоре СССР насчитывается около 20 видов рода *Clematis*. До сих пор существуют разногласия относительно принадлежности их к той или иной секции. И. М. Крашенинников (1937) в обработке рода во «Флоре СССР» поместил известные ему 18 видов в две секции: *Viorna* и *Viticella*. Согласно M. Tamura (1956) и T. Tutin (1964), эти виды относятся к четырем секциям, однако объем секций понимается ими по-разному. Рассматриваемый в качестве секции род *Atragene* заслуживает, по нашему мнению, сохранения за ним ранга рода из-за наличия двойного околоцветника, особенностей экологии и жизненной формы (Барыкина, Чубатова, 1983), а также из-за географического распространения.

Представители рода *Clematis* широко распространены по земному шару, поэтому иногда род относят к разряду космополитных. Его виды большей частью приурочены к умеренной зоне, хотя по горным системам проникают в тропические широты Африки, Латинской Америки и Евразии. Они являются обитателями горных областей, но нередко произрастают и на равнинах. Ареал рода *Atragene* приурочен главным образом к таежной и горно-таежной зонам Евразии и Северной Америки и лишь незначительно перекрывается ареалом рода *Clematis*.

Виды родов *Clematis* и *Atragene* — вьющиеся многолетние лианы, реже — кустарники, кустарнички или прямостоячие травы; опыляются насекомыми, хотя в некоторых случаях возможно и самоопыление (Keener, 1967).

Виды родов *Clematis* и *Atragene* имеют, как правило, диплоидный кариотип из 16 хромосом, стабильных по своей морфологии. Лишь в редких случаях встречаются тетраплоиды (32 хромосомы) и гексаплоиды (48 хромосом). Стабильным тетраплоидом является *Clematis manshurica* — вид, близкий к диплоидному *C. recta*.

Многие исследователи обращаются к изучению морфологии пыльцы как отдельных родов, так и в целом сем. *Ranunculaceae* с целью использования морфологических признаков пыльцевых зерен для решения сложных вопросов систематики и филогении. Исследование морфологии пыльцевых зерен всех видов родов *Clematis* и *Atragene* СССР может оказать помощь в обосновании деления рода на секции, уточнении их объема и решении вопроса о самостоятельности рода *Atragene*.

В работах М. Kumazawa (1936), Vishnu-Mittre и B. Sharma (1963), В. Ф. Савицкого (1982) и других исследователей имеются сведения о морфологии некоторых видов рода *Clematis*. Впервые Kumazawa (1936) в работе, посвященной палинологии сем. *Ranunculaceae* и близких ему семейств, подразделил род *Clematis* в составе 15 видов на 3 типа, положив в основу деления число апертур. I тип — пыльцевые зерна с 3 бороздами, II тип — с 4—6 бороздами и III тип — 10-поровые. Vishnu-Mittre и Sharma (1963), изучившие пыльцу 13 видов этого рода, при выделении типов руководствовались характером орнаментации бороздных мембран и также разделили исследованные виды на 3 типа, в которые, кроме видов рода *Clematis*, вошли представители других родов этого семейства. Савицкий (1982) подробно описал морфологию 9 видов рода *Clematis* из разных секций с использованием для изучения некоторых из них сканирующего электронного микроскопа. Его подход к типификации материала несколько иной. Пыльцевые зерна с 3 бороздами он выделил в основной тип — Clematis, включающий два подтипа: многобороздный и многопоровый. Такое деление, на наш взгляд, вряд ли оправдано, так как в тип и подтип попадают категории одного ранга. Следовало бы выделить тип Clematis с тремя подтипами: 3-бороздным, многобороздным и многопоровым.

Трудность в изучении морфологии пыльцы родов *Clematis* и *Atragene*, которое выполнялось в основном с помощью светового микроскопа, связана с тем, что пыльцевые зерна этих родов имеют небольшие размеры, а элементы скульптуры поверхности у них весьма мелкие, поэтому применение современных методов исследования с помощью сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов позволило детально изучить характер поверхности, ультраструктуру слоев оболочки и выявило, что скульптура зерен не бугорчатая, а шипиковатая и мембрана борозд скульптирована по-иному, чем общая поверхность.

Материал и методика

Для исследования была использована пыльца, отобранная с гербарных образцов и живых растений. Значительная часть материала отобрана в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), а также в Гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР (KW) и во ВНИОРХ ДВНЦ АН СССР. Для изучения с помощью светового микроскопа пыльцу обрабатывали ацетолизным методом (Erdtman, 1952), а также при необходимости применяли окрашивание основным фуксином. Изображение поверхности зерен получено с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-35 после предварительной обработки пыльцы 96 °-ным спиртом.

Для изучения пыльцы с помощью трансмиссионного электронного микроскопа Tesla BS-500 пыльники фиксировали 2.5 %-ным раствором глутарового альдегида и 1 %-ным OsO_4 на фосфатном буфере, обезвоживали в серии спиртов и абсолютном ацетоне и заливали в аралдит. Ультратонкие срезы пыльцевых зерен изготовлены стеклянным ножом на ультратоме Reichert, контрастированы на сеточках уранил-ацетатом и нитратом свинца.

Основные морфологические характеристики изученных пыльцевых зерен исследованных таксонов приводятся в таблице.

Результаты исследования

Изучение морфологии пыльцевых зерен 19 видов рода *Clematis* и 5 видов рода *Atragene*, представленных во флоре СССР, а также анализ имеющихся литературных сведений позволили составить общую палиноморфологическую характеристику этих родов.

Род *Clematis*

Пыльцевые зерна обычно 3-, реже 4-, 6- или многобороздные, иногда рассеянно многобороздковые или многопоровые, сфероидальные, сплющенно-сфероидальные, эллипсоидальные; полярная ось 16.7—36.1, экваториальный диаметр 10.8—32.8 мкм. Борозды длинные, щелевидные, узкие или широкие, раскрытые, иногда слегка погруженные, суженные к концам, концы тупые или оттянуто-заостренные, иногда концы борозд, раздваиваясь и соединяясь на одном из полюсов, образуют синкольпу. Края борозд ровные или волнистые, четкие, реже неясно очерченные, мембраны скульптированы шипиками более крупными, чем на общей поверхности, и гуще расположенными, редко они бесскульптурные (*C. hexapetala*). Экзина 0.9—2.6 мкм на мезокольпиуме, на апокольпиуме утолщается до 3.7 мкм и образует полярное возвышение (polar cap) (Santisuk, 1979). Стерженьковый слой заметный, скульптура шипиковатая. Цвет желтоватый, реже — ярко-желтый, почти оранжевый.

При исследовании с СЭМ у большинства видов заметны мелкие перфорации в покрове. Поверхность пыльцевых зерен мелкошипиковатая, наблюдаются некоторые различия в форме и распределении шипиков у разных видов. Шипики конические, в основании широкие, с заостренными, реже притупленными верхушками, расположены густо или более разреженно.

Тончайшее строение слоев экзины, полученное с помощью ТЭМ на примере *C. vitalba*, показало, что стратификация спородермы у рода *Clematis* типична в целом для сем. *Ranunculaceae* (Савицкий, 1982; Nowicke, Skvarla, 1983). Она относится к стерженьково-покровному типу, который широко распространен среди двудольных растений. На микрографии (табл. II, *6*) представлен срез через спородерму пыльцевого зерна в межапертурной зоне. Эктэкзина состоит из покрова, стерженьков и подстилающего слоя, которые имеют одинаковую электронную плотность. Покров по толщине почти равен подстилающему слою (0.3 мкм). Стерженьки более или менее одинаковые по толщине (0.2—0.3 мкм) и длине (0.3—0.4 мкм), расставленные, промежутки между стерженьками заполнены трифиной, которая часто присутствует также и на покрове в виде пленок разной толщины или наплывов и глыбок. В покровном слое видны микроканалы, которые образуют перфорации на поверхности пыльцевого зерна, хорошо различимые только с помощью СЭМ. Изредка на срезах прослеживаются небольшие шипы на покрове, в основании которых располагаются стерженьки. Ниже подстилающего слоя различается эндэкзина, представленная более тонким слоем по сравнению с покровом и подстилающим слоем, она составляет около $^1/_4$ подстилающего слоя. На большинстве полученных нами срезов эндэкзина является единым непрерывным слоем, но, по-видимому, иногда она может быть прерывистой (табл. II, *6*). Под эндэкзиной прослеживается более мощная интина.

Род *Atragene*

Пыльцевые зерна 3-бороздные, сфероидальные или эллипсоидальные; полярная ось 21.7—28.3 (31.3), полярный диаметр (18.2) 21.2—27.0 мкм. Борозды длинные, щелевидные, узкие, погруженные, со слабоизвилистыми краями, закругленными концами, синкольпа не обнаружена, мембраны борозд густо шипиковатые. Экзина 1.3—2.4 мкм на мезокольпиуме, на апокольпиуме утолщается и приподнимается (polar cap). Скульптура шипиковатая, шипики более или менее одинаковые, мелкие, чаще неравномерно рассеянные. Цвет желтоватый до оранжевого.

При СЭМ обнаружены частые перфорации в покрове. Поверхность зерен ровная или слабоволнистая, шипиковатая, шипики мелкие, более или менее одинаковые, чаще неравномерно рассеянные.

Ультратонкое строение спородермы пыльцевых зерен *Atragene macropetala*, изученное с помощью ТЭМ (см. табл. II, *7*), показало, что оно близко к таковому представителей рода *Clematis*. Покров слегка волнистый, с мелкими шипиками и микроканалами, которые в плане на СЭМ видны как перфорации, толщина его 0.3—0.6 мкм, столбики короткие, суженные в средней части и расширенные в верхней и в основании, 0.3—0.5 мкм дл., подстилающий слой несколько варьирует по толщине от 0.45 до 0.7 мкм, ровный в основании, на границе с эндэкзиной; эндэкзина тонкая, почти непрерывная, 0.1—0.17 мкм толщ. Между столбиками хорошо просматривается трифина. Таким образом, пыльцевые зерна у видов рода *Atragene* на ультраструктурном уровне отличаются от пыльцевых зерен представителей рода *Clematis* более тонкой и почти непрерывной эндэкзиной.

Морфологические признаки пыльцевых

Виды	Форма	Тип апертуры, мкм	Размеры, мкм	Ширина борозды, мкм	Толщина экзины, мкм
Род *Clematis* L.					
I. Секция *Clematis*					
C. vitalba L.	элл., п. сф.	3-бор.	20.9—28.0× ×(14.1) 16.3—18.1	1.4—1.9	0.9—1.3 ап. 1.6—1.8
C. brevicaudata DC.	шир.	»	20.8—23.7× ×13.5—15.7	2.1—2.2	м. 1.7—1.9 ап. 2.8—2.9
C. pseudoflammula Schmal. ex Lipsky	элл., шир.	»	20.2—24.8× ×16.2—18.1	0.9—1.1 экв. 2.0	0.9—1.0
C. sichotealiensis Ulanova	п. сф., к., шир.	»	21.1—23.7× ×21.7—23.4	2.5—3.1	м. 1.7—1.8 ап. 2.8
C. recta L.	шир.	»	22.0—24.8× ×16.1—21.3	2.6—3.2	1.3
	элл.		20.7—21.3× ×12.0—18.7	3.0—3.3	1.2
	элл.		23.2—28.0× ×18.0—21.0	3.0—3.7	1.3
	к.		21.2—22.8× ×30.2—32.3	2.5—3.0 (3.8)	1.9—2.1
	сф.		18.2—24.7× ×15.9—21.4	1.8—2.1	2.0—2.1
C. manschurica Rupr.	шир., п. сф.	»	22.5—26.7× ×17.2—23.6	1.2—1.6	2.3—2.6 ап. 1.8—2.0
C. hexapetala Pall.	элл., п. в.	»	26.5—28.8× ×18.0—19.8	1.8—2.2	1.5—1.8
II. Секция *Meclatis* (Spach) Tamura					
C. orientalis L.	элл., шир., п. сф.	» многобор.	16.7—24.8× ×10.8—18.0	0.7—1.1	1.6—1.9
C. glauca Willd.	шир.	3-бор.	17.6—25.5× ×15.0—22.5	1.5—1.8	1.8—2.0
C. hilariae Kovalevsk.	сф.	»	27.5—36.1	2.5—4.2	2.0—2.2

зерен видов родов *Clematis* и *Atragene*

Величина мезокольпиума, мкм	Величина апокольпиума, мкм	Данные СЭМ	Число шипиков на 25 мкм^2	Деформация, %	Исследованные образцы
9.9—16.0	5.1—6.6 (8.0)	п. шипиковатая, ровная, ш. более или менее равномерно рассеянные, перфорации округлые, по 3—5 вокруг шипика	24—26	10	Крым, Аюдаг, Чугаев, 1852
				80	Карпаты, Мукачево, Хааре, 1976
6.0—14.5	5.3—6.3	п. шипиковато-бугорчатая, ш. по 1—3 на бугорке, равномерно рассеянные	15—18	60	Приморский край, Океанская, Кузенева, 1909
				85	Бичевая, Шретер, Пименова, 1966
11.0—13.5	0—3.5	п. шипиковатая, ш. частые, от 0.25 до 0.7 мкм, перфорации округлые, редкие	68—78	5	Воронежская обл., Богучарский уезд, Дубянский, 1911
13.9—19.8	3.6—10.8	п. бугорчато-шипиковатая, ш. на бугорках, которые соединяются в гребни разной длины, перфорации очень частые	44—48	2—4	Приморский край, Анучинский р-н, Виноградовка, Уланова, 1977
13.2—15.4	5.3—6.7	п. шипиковатая, ш. слабо варьируют по размеру, перфорации мелкие, редкие, округлые	60—66	15	Могилевская губ., Downerer
12.0—13.4	9.3—13.1			40	Рыбинский уезд, с. Спас
12.4—13.3	5.1—5.5			10	Херсонская губ., Exs. ross.
14.8—19.1	4.0—6.2			10	МССР, Страшенский р-н, с. Лозово
8.5—9.8	6.0—6.6			5	Окр. г. Киева, ст. Ирпень, Клоков, 1944
8.0—12.3	6.6—8.1	п. шипиковатая, ш. редкие, равномерно рассеянные, разных размеров, перфорации частые	35—40	30	Иркутская обл., Studendorf, 1858
				95	Приморский край, у оз. Ханко
9.1—13.2	4.0—4.8	п. расчлененная, ш. сильно варьируют по размеру, неравномерно рассеянные, отсутствуют на борозде	35—40	15	Амурская обл., с. Толбузино, Принада, 1929
6.8—8.1	5.1—6.5	п. шипиковатая, ш. одинаковые, равномерно расположены, частые, перфорации округлые, частые	78—82	5	Зап. Казахстан, р. Эмба, Черкасов, 1967
			50—52	80	Побережье Аральского моря
13.1—16.0	7.0—9.0	п. шипиковатая, ш. равномерно рассеянные, перфорации округлые, частые	35—40	10	Гербарий флоры СССР, Ролдугин, 1967
17.0—26.1	9.2—13.1	п. морщинистая, ш. сильно варьируют по размеру, неравномерно рассеянные, перфорации редкие	60—70	5	Памир, Вахан-Шишкатинский р-н, р. Пяндж, Губанов, 1961

Виды	Форма	Тип апертуры, мкм	Размеры, мкм	Ширина борозды, мкм	Толщина экзины, мкм
C. serratifolia Rehd.	п. сф.	3-бор.	25.7—28.0× ×23.5—27.3	2.2—2.8	2.0—2.2
C. sarezica Ikonn.	сф., к.	многобор.	29.7—32.8× ×30.1—32.8	1.7—2.5	1.8—2.2
C. tangutica (Maxim.) Korsh.	п. сф.	3-бор.	31.0—32.3× ×24.4—28.0	3.2—3.6	1.9—2.1
C. ispahanica Boiss.	элл., п. сф., шир., к.	3-бор., редко 4, 6-бор.	21.3—28.4× ×22.7—25.8	2.2—2.7	1.9—2.1
C. songarica Bunge	сф., элл.	3-бор.	20.0—24.0× ×16.4—22.5	1.5—2.6	1.8—2.1
C. aspleniifolia Schrenk	п. сф., шир.	»	20.7—24.0× ×21.5—22.9,	1.6—2.2	1.8—2.1
			20.3—20.7× ×16.8—18.0	3.8	1.8—2.1
III. Секция *Viorna* (Spach) Prantl					
C. fusca Turcz.	сф.	»	21.6—26.4	1.8—2.3	1.8—2.1
C. aethusifolia Turcz.					
а) var. *latisecta* Maxim.	п. сф., шир.	»	21.2—26.6× ×20.3—24.5	1.4—1.8	м. 2.0—2.5 ап. —3.0
б) var. *aethusifolia*	шир.	»	20.0—23.2× ×17.7—20.5	экв. 1.7—2.3	1.3—1.4
C. integrifolia L.	сф., к., шир.	»	22.5—32.8× ×17.7—31.8	2.2—2.7	1.4—1.7
Род *Atragene* L.					
A. alpina L.	сф., к.	»	23.5—26.8 (30.0)×(18.6) 23.0—27.1	1.2—2.1	1.5—2.0 ап. 2.2—2.5
A. ochotensis Pall.	сф., шир.	»	26.3—28.3× ×(18.2) 21.2— 25.1	3.0—3.3	2.3—2.4
A. sibirica L.	сф., элл.	»	26.2—31.3× ×24.0—26.5	1.0—1.5	1.8—1.9

Продолжение таблицы

Величина мезокольпиума, мкм	Величина апокольпиума, мкм	Данные СЭМ	Число шипиков на 25 мкм^2	Деформация, %	Исследованные образцы
14.0—17.8	(0) 5.2—8.1	п. шипиковатая, ш. мелкие, слабо варьируют по размеру, частые, перфорации редкие	53—57	15	Владивосток, Серов, 1984
18.0—24.2	(0) 3.8—9.0	п. шипиковатая, ш. крупные и мелкие, редкие, перфорации частые	25—29	10	Горный Бадахшан, Сарезское оз., Иконников, 1958
20.8—24.2	7.1—10.1	п. шипиковатая, ш. мелкие, редкие, перфорации частые	25—30	50	Памирская биостанция, р. Чичекты, Грубов и др., 1964
13.7—18.9	5.2—6.0 (3.3—3.5 7.0—8.1)*	п. шипиковатая, ш. крупные и мелкие, неравномерно рассеянные, перфорации частые	21—40	25	Копетдаг, Радде, 1886, Plantae turcomanicae exs.
15.7—16.3	5.0—5.8	п. шипиковатая, ш. крупные и мелкие, перфорации редкие	27—30	20	Ср. Азия, ущелье Борехор, Керулский
—	—	п. шипиковатая, ш. крупные и мелкие, редкие, перфорации редкие	23—26	10	Дарвазский хр., Flora turkestanica, n 3715, Алексеенко
10.2—14.3	4.3—5.0			15	Самаркандская обл., Липский, 1899
14.6—16.9	4.5—5.2	п. ровная или более или менее морщинистая, шипиковатая, ш. очень мелкие, перфорации редкие	38—55	20	Амур, ниже Хабаровска, Эттинген, 1909
12.5—17.2	5.5—10.1	п. ровная, шипиковатая, ш. равные по размеру, частые, равномерно рассеянные	50—70	80	Амур, Маак, 1856
6.6—7.6	4.5—6.6	ш. шипиковато-мелкобугорчатая, ш. частые, равные, равномерно рассеянные	65—70	30	Тувинская АО, окр. Кызыла, Семидел, 1959
(14.0) 17.1—24.0	(0) 4.2—8.9	п. более или менее ровная, шипиковатая, ш. крупные, частые, равномерно рассеянные, перфорации слабо заметны	60—65	10	Вост. Казахстан, Зайсанский уезд, Резниченко, 1959
(11.5) 12.5—18.1 (18.8)	5.5—9.1 (9.9)	п. ровная, шипиковатая, ш. более или менее равные, слегка неравномерно рассеянные, перфорации частые	50—55	15	Ивано-Франковская обл., урочище Ребра, Иванина, 1964
19.5—20.7	8.2—8.8	п. слабо волнистая, шипиковатая, ш. более или менее равные, неравномерно рассеянные, перфорации частые	40—45	20	П-ов Камчатка, Елизовский р-н, р. Авача, 196. . . (?)
13.7—18.0	7.0—8.7	п. ровная, шипиковатая, ш. равные, неравномерно рассеянные, перфорации частые	45—50	15	Ташкентская обл., г. Чимган, Иванина и др., 1976

Виды	Форма	Тип апертуры, мкм	Размеры. мкм	Ширина борозды, мкм	Толщина экзины, мкм
A. koreana (Kom.) Kom.	сф., шир.	3-бор. редко 4-бор.	23.1—26.9× ×(18.6) 22.9 —27.9	(1.7) 2.5—2.8 (3.0)	(1.0) 1.3—1.6
A. macropetala (Ledeb.) Ledeb.	п. сф.	3-бор.	21.7—24.8× ×20.0—22.2	1.5—2.0	1.3—1.6

Примечание. Форма: элл. — эллипсоидальная, шир. — широкоэллипсоидальная, почти веретеновидная, 3-бор. — трехбороздная, многобор. — многобороздковая, ап. — в обланость, ш. — шипики.

* У 4- и 6-бороздных пыльцевых зерен.

Пыльцевые зерна изученных видов родов *Clematis* и *Atragene* на основании числа апертур можно подразделить на два типа: I тип — 3-бороздный, II тип — многобороздковый, или руговый. К I типу относится бóльшая часть видов рода *Clematis* и все виды рода *Atragene*, причем отмечено, что у *A. koreana*, обладающего 3-бороздными пыльцевыми зернами, в небольшом числе встречаются 4-бороздные. Среди пыльцевых зерен *Clematis ispahanica*, произрастающего в Копетдаге, около 25 % составляют 6-бороздные и изредка встречаются 4-бороздные. Необходимо заметить, что пыльцевые зерна *C. viticella* L., отнесенные нами к I типу, вероятно, ошибочно были описаны Kumazawa как многопоровые.

Ко II типу относится единственный вид — *C. sarezica*. Он имеет пыльцевые зерна с 12—16 бороздками, или ругами, равномерно распределенными по поверхности (табл. II, *8*). Также большое число бороздок, неравномерно рассеянных по поверхности зерен, наблюдается у *C. orientalis* (образец с побережья Аральского моря). При этом отмечается большое содержание стерильной и деформированной пыльцы, что может свидетельствовать, по-видимому, о гибридной природе растений или неблагоприятных условиях для их произрастания. Установлено, что у *C. orientalis* наряду с диплоидным набором хромосом иногда встречается тетраплоидный (Бескаравайная и др., 1979). Все эти факты подтверждают общую морфологическую неустойчивость данного вида и наиболее близких ему *C. tangutica*, *C. glauca* и других видов, с которыми у него происходят скрещивания в зоне интрогрессии. В результате возникает целая гамма трудноразличимых форм. Полиморфностью характеризуется *C. vitalba*. У растений, исследованных нами (из Крыма и Карпат) и Савицким (происхождение образца неизвестно), наблюдались 3-бороздные пыльцевые зерна, у растений из Болгарии, по данным С. Петрова и О. Борисовой-Ивановой (1975), число борозд варьирует от 3, 4, 6, 8 до 12.

III тип — многопоровый — описан Kumazawa (1936) у некоторых японских растений; среди видов флоры СССР не обнаружен.

Для исследованных видов характерна тенденция к образованию синкольпы. Это явление обнаружено у *C. tangutica* (табл. II, *2*), *C. ispahanica*, *C. integrifolia*, *C. brevicaudata*, *C. serratifolia* и др. Иногда синкольпа на одном полюсе сопровождается поднятием экзины на противоположном, как это видно у *C. tangutica* (табл. II, *4*).

Существенными признаками являются строение борозды и характер орнаментации мембраны, характеризующие группу родственных видов. У пыльцевых зерен представителей секции *Meclatis* выявлены щелевидные, равноширокие по всей длине борозды, как правило, с тупыми концами и со скульптурой на мембранах, более частой и крупной, чем на общей поверхности (см. табл. II, *1*, *4*). Виды секции *Viorna* характеризуются широкими бороздами, постепенно сужаю-

Продолжение таблицы

Величина мезокольпиума, мкм	Величина апокольпиума, мкм	Данные СЭМ	Число шипиков на 25 мкм^2	Деформация, %	Исследованные образцы
15.1—17.3	6.9—7.3 (8.6)	п. неровная, бугорчато-шипиковатая, ш. по одному на бугорке, редкие, более или менее равномерно рассеянные	22—27	10	Приморский край, Хасанский р-н, Горовой, 1983
14.6—18.4	6.2—7.0	п. ровная, шипиковатая, ш. мелкие, более или менее равномерно рассеянные, перфорации частые	42—46	30	Амурская обл., Зея-пристань, Архангельская, 1912

сф. — сфероидальная, п. сф. — почти сфероидальная, к. — короткополюсноосевая, п. в. —
сти апокольпиума, м. — в области мезокольпиума, экв. — в области экватора, п. — поверх-

щимися от экватора к полюсам, с клиновидными концами (см. табл. I, *4*, *7*). Для представителей секции *Clematis* характерны пыльцевые зерна с оттянуто-заостренными концами (табл. I, *8*). Пыльцевые зерна всех видов рода *Atragene* имеют узкие, погруженные борозды с закругленными концами (табл. I, *5*).

Скульптурные элементы поверхности у всех видов более или менее однотипны: шипики заостренные, реже — несколько притупленные, широкие в основании, варьирующие в размерах, 0.1—0.4 (0.6) мкм; в плане они выглядят как округлые бугорки, с разной степенью равномерности рассеянные по поверхности. Так, у *C. integrifolia* и *C. ispahanica* шипики более или менее одинаковые, густо и равномерно расположенные (табл. I, *4*; II, *1*), у *C. hilariae* (табл. II, *9*) и *C. pseudoflammula* они разных размеров, густо расположенные, у *C. brevicaudata* реже расположенные, у *C. orientalis* (табл. II, *5*) преобладают очень мелкие, у *C. sarezica* шипики разноразмерные, сближенные по два (табл. II, *3*). В целом наблюдаются различия между представителями секций не только в очертании борозд, но и густоте шипиков на поверхности. Секция *Meclatis* включает виды, заметно различающиеся по числу шипиков на единицу площади (25 мкм^2) — от 20 до 80, что может свидетельствовать как о сборном характере секции, так и о морфологической пластичности ее представителей. Большинство видов секции *Clematis* имеют 50—80 шипиков, секции *Viorna* — 38—70. Исключение составляют виды, имеющие высокий процент деформации: *C. vitalba*, *C. brevicaudata*, *C. mandschurica*. У видов рода *Atragene* число шипиков небольшое — 40—55, кроме *A. koreana*, — 22—27.

Поверхность пыльцевых зерен, кроме шипиков, может быть осложнена макрорельефом: наплывами и буграми. Особое своеобразие имеет скульптура *A. koreana*, *Clematis sichotealiensis* и *C. brevicaudata* (табл. I, *1*), каждый шипик которой в основании имеет бугор, на одном бугре может располагаться по нескольку шипиков, иногда бугры могут образовывать короткие гребни. Подобная шипиковато-бугорчатая скульптура наблюдается и у видов другого близкого рода *Pulsatilla*: *P. aurea* (N. Busch) Juz. и *P. grandis* Wend., изображенных на табл. 20, *1—4* в работе Савицкого (1982). Обнаружено, что разновидности *Clematis fusca* различаются степенью развития макрорельефа. Так, поверхность пыльцевых зерен *C. fusca* var. *violacea* Maxim. ровная, у var. *kamtchatica* Regel et Til. неровная, с наплывами, а у var. *manshurica* Regel морщинистая, с наплывами. Поверхность пыльцевых зерен имеет перфорации, которые не всегда четко заметны в СЭМ из-за покрывающей ее трифины. Хорошо заметны рассеянные перфорации, ориентированные в разных направлениях, — у *C. orientalis*, у *C. sarezica* (табл. II, *3*) перфорации мелкие, частые, расположенные в ямках.

Kumazawa (1936) считал 3-бороздный тип исходным для многобороздного, многобороздкового и многопорового. При этом он отмечал, что у видов родов *Anemone* и *Clematis* различные типы пыльцевых зерен, по-видимому, не совпадают с выделяемыми систематическими группами. Как показал Савицкий (1982), переход от одного типа к другому осуществляется параллельно в разных систематических группах лютиковых. Эта закономерность наблюдается и в роде *Clematis*. Например, все американские представители подсекции *Integrifoliae* характеризуются многопоровой пыльцой (Keener, 1967), а *C. integrifolia* — единственный вид этой группы в Евразии — имеет исходный 3-бороздный тип. Аналогично этому восточно-азиатский вид *C. fusca*, представитель секции *Viorna*, имеет 3-бороздную пыльцу, а американский вид *C. viorna* из этой же секции имеет многопоровую пыльцу. О причинах перехода от одного типа строения пыльцевого зерна к другому пока еще мало известно. В исследованных нами случаях отклонения от 3-бороздного типа в сторону 4-, 6- или многобороздного, а также образование синкольпы происходят у видов либо на границе ареала (у *C. ispahanica*, *C. integrifolia*, *C. brevicaudata*, *Atragene koreana*), либо в случае, по-видимому, гибридного происхождения (*C. sarezica*), т. е. там, где общая морфогенетическая структура вида расшатана, неустойчива, испытывает давление неблагоприятных факторов. Тот факт, что у изученных нами ломоносов преобладает 3-бороздный тип пыльцевых зерен, может быть объяснен тем, что формы с другими признаками элиминировались отбором и не стабилизировались на территории Евразии. В то же время при расселении из азиатской части Лавразии на территорию Северной Америки такие формы, несущие вторичные признаки, могли получить преимущество в новых условиях. Это предположение в свете данных C. Keener (1967) относительно подсекции *Integrifoliae*, вероятно, справедливо и для всей секции *Viorna*.

В результате проделанной работы можно сделать следующие выводы.

1. Важными диагностическими признаками пыльцевых зерен родов *Clematis* и *Atragene* являются очертание борозды, глубина ее залегания, особенности распределения скульптурных элементов как на общей поверхности зерна, так и на мембранах и их размер, которые могут характеризовать группу родственных видов в ранге секции.

2. Наличие синкольпы, разное число апертур у одного и того же вида, осложнение поверхности пыльцевых зерен макрорельефом (бугры и расчлененность) отражают современные морфогенетические процессы и могут указывать на видообразование.

3. Ряд видов из разных секций имеет высокий процент деформации пыльцевых зерен, сопровождающийся отклонениями в особенностях скульптуры поверхности, что может свидетельствовать об их гибридном характере или крайних условиях существования.

4. Особое положение в секции *Clematis* занимает *C. brevicaudata*, отличающийся от остальных представителей этого рода более сложной скульптурой поверхности, и, возможно, дальнейшее всестороннее изучение этого вида позволит выделить его в отдельную подсекцию.

5. Наиболее эволюционно продвинутым среди исследованных видов рода *Clematis* является *C. sarezica*, пыльцевые зерна которого относятся к многобороздковому типу.

6. Палинологические данные не противоречат выделению *Atragene* в качестве самостоятельного рода. Особенности пыльцевой морфологии *A. koreana* указывают на систематическую обособленность этого вида.

7. Род *Clematis* s. l. вместе с родами *Anemone*, *Hepatica* и *Pulsatilla* систематики включают в трибу *Anemoneae*, которая и по палиноморфологическим признакам представляется вполне естественной.

ЛИТЕРАТУРА

Барыкина Р. П., *Чубатова Н. В.* Морфолого-анатомическое изучение княжика сибирского и его систематическое положение. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1983, т. 88, вып. 6, с. 25—33. — *Бескаравайная М. А.*, *Дьякова М. И.*, *Сахарова Т. П.* Цитогенетическое изучение представителей рода *Clematis* L. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1979, вып. 113, с. 81—84. — *Крашенинников И. М.* Род *Clematis* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 7. М.; Л.:

Изд-во АН СССР, 1937, с. 310—323. — *Петров С., Борисова-Иванова О.* Палиноморфоложка характеристика на болгарските представители на сем. *Ranunculaceae* Juss. 3. Род *Clematis* L. — Фитология, 1975, кн. 2, с. 12—32. — *Савицкий В. Д.* Морфология, классификация и эволюция пыльцы семейства лютиковых. Киев: Наук. думка, 1982. 122 с. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms. Stokholm: Almquist and Wiksell, 1952. 539 p. — *Keener C.* A biosystematic study of *Clematis* subsection *Integrifoliae* (*Ranunculaceae*). — J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 1967, vol. 83, N 1, p. 1—41. — *Kumazawa M.* Pollen grain morphology in *Ranunculaceae*, *Berberidaceae* and *Lardizabaceae*. — Jap. J. Bot., 1936, vol. 8, p. 19—46. — *Nowicke J. W., Skvarla I. J.* A palynological study of the genus *Helleborus* (*Ranunculaceae*). — Grana, 1983, vol. 22, N 3, p. 123—140. — *Santisuk T. A.* Palynological study of the tribe *Ranunculeae*. — Opera Bot. (Lund), 1979, vol. 48, p. 1—74. — *Tamura M.* Notes on *Clematis* of Eastern Asia (3). — Acta Phytotax. Geobot., 1956, vol. 16, N 3, p. 28—36. — *Tutin T. G. Clematis* L. — In : Flora Europaea. Vol. 1. Cambridge, 1964, p. 221—222. — *Vishnu-Mittre, Sharma B. D.* Studies on Indian pollen grains. 2. *Ranunculaceae*. — Pollen et Spores, 1963, vol. 5, N 2, p. 285—296.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 XI 1985.

УДК 581.821 : 581.48 : 582.952.6

Бот. журн., т. 71, № 11

Э. С. Терёхин, Т. И Кравцова

РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМ. *OROBANCHACEAE* ФЛОРЫ СССР

E. S. TERYOKHIN, T. I. KRAVTSOVA. THE DEVELOPMENT AND THE MAIN STRUCTURAL FEATURES OF THE SEED COAT IN SOME REPRESENTATIVES OF THE *OROBANCHACEAE* OF THE FLORA OF THE USSR

Изучено формирование семенной кожуры у представителей родов заразиховых флоры СССР (*Boschniakia rossica*, *Cistanche salsa*, *Diphelypaea coccinea*, *Mannagettaea hummelii*, *Orobanche crenata*, *Phacellanthus tubiflorus*, *Phelipanche ramosa*).

Учитывая данные литературы, авторы пришли к выводу о существовании двух морфогенетических и пяти экологических типов развития и строения семенной кожуры у заразиховых. Все изученные представители семейства характеризуются одним морфогенетическим (тип Orobanche) и тремя экологическими типами строения семенной кожуры. Общность развития семенной кожуры у изученных видов заключается в сходном характере дифференциации интегумента в период оплодотворения и в общей направленности специализации тканей интегумента в процессе развития семени. Различия проявляются в темпах дифференциации интегумента, последовательности во времени образования основных структур семенной кожуры и некоторых особенностях конечных этапов ее формирования.

Подробно рассмотрены и обсуждены процессы роста и дифференциации наружной эпидермы интегумента и эндотелия (интегументального тапетума), а также динамика крахмала в процессе развития семенной кожуры. Авторы приходят к заключению об относительно независимом развитии и эволюции семенной кожуры от развития и эволюции других структур семени (зародыша и эндосперма).

Некоторые аспекты формирования семенной кожуры у заразиховых были рассмотрены в работах B. Tiagi (1952, 1963, 1965 и др.), B. Tiagi и H. Sankla (1963), Э. С. Терёхина (1979). Более подробно, с учетом данных о развитии зародыша и эндосперма, прослежено образование семенной кожуры у трех видов рода *Orobanche* (Никитичева, Терёхин, 1976; Анисимова, 1983), а также у *Conopholis americanum* (Tiagi, 1965). Однако до недавнего времени оставался дискуссионным вопрос о числе слоев сформированной семенной кожуры у заразиховых (Netolitzky, 1926; Corner, 1976; Терёхин, Никитичева, 1981), что свидетельствует о недостаточной изученности этой структуры. Неясными остаются общие закономерности дифференциации тканей интегумента и характер его морфогенетических взаимосвязей с зародышем и эндоспермом. В ряде работ была показана зависимость некоторых особенностей строения семенной кожуры от способов диссеминации заразиховых (Сукачев, 1900; Garman, 1903, цит. по: Kuijt, 1969; Зажурило, Родионова, 1936; Durbin, 1953; Kuijt, 1969; Musselman, Mann, 1976; Терёхин, Никитичева, 1981), однако закономерности этих взаимосвязей исследованы еще недостаточно.

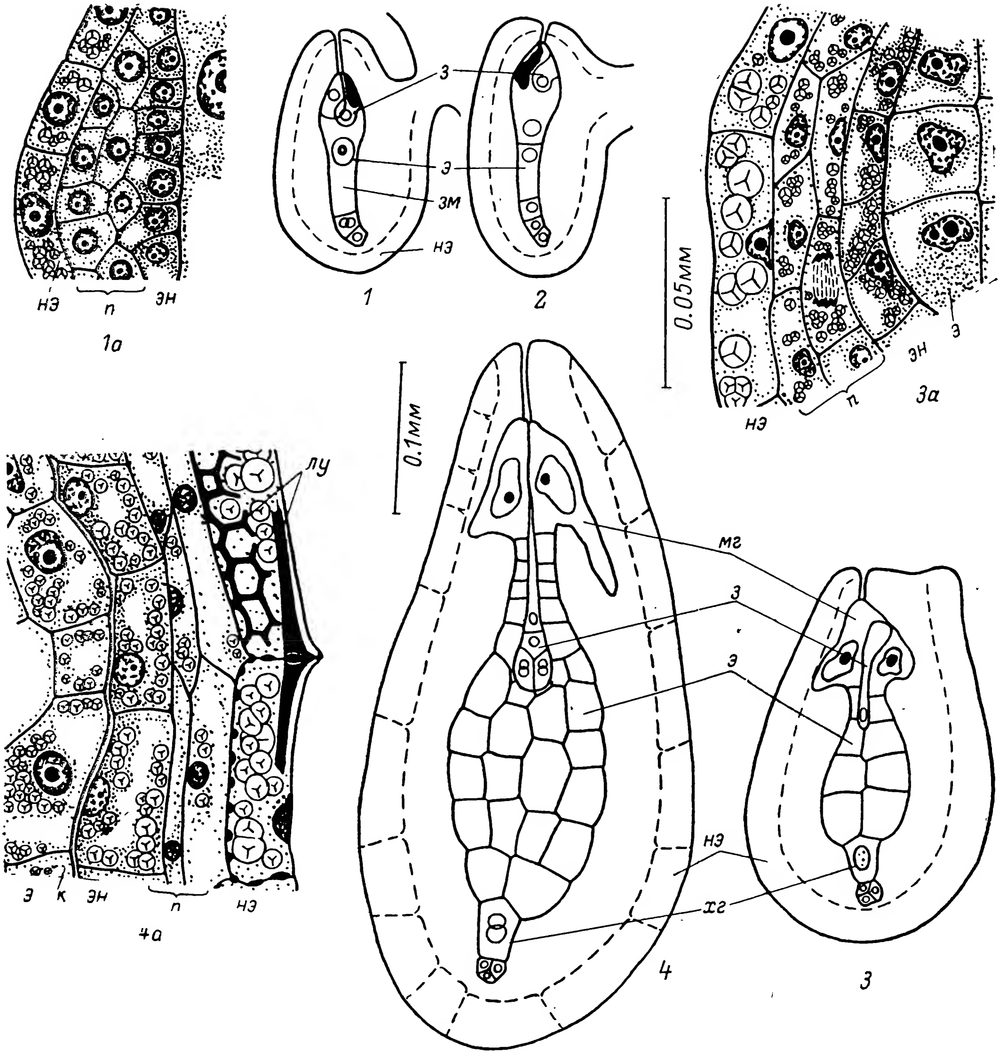


Рис. 1. Формирование семенной кожуры *Phelipanche ramosa.*

1 — семязачаток и *1а* — фрагмент интегумента (продольный срез); *2* — семя ко времени первых делений в эндосперме; *3* — семя и *3а* — фрагмент интегумента на стадии веретеновидного эндосперма; *4* — семя и *4а* — фрагмент интегумента на стадии квадрантов проэмбрио; *5* — семя и *5а* — фрагмент интегумента на стадии глобулярного, почти зрелого зародыша; *6* — зрелое семя и *6а* — фрагмент семенной кожуры; *з* — зародыш (зигота), *зм* — зародышевый мешок, *к* — кутикула, *ку* — кутинизированные утолщения, *лу* — лигнифицированные утолщения, *мг* — микропилярная гаустория, *хг* — халазальная гаустория, *нэ* — наружная эпидерма интегумента (семенной кожуры), *п* — паренхима средних слоев интегумента, *э* — эндосперм, *эн* — эндотелий, *эс* — эндотелиальный слой; фрагменты интегумента показаны на продольных срезах семени со стороны, противоположной семяшву.

Цель настоящего исследования заключалась в сравнительном изучении формирования семенной кожуры у представителей 7 родов заразиховых флоры СССР: *Boschniakia rossica*, *Cistanche salsa*, *Diphelypaea coccinea*, *Mannagettaea hummelii*, *Orobanche crenata*, *Phelipanche ramosa*, *Phacellanthus tubiflorus*, и выяснении зависимости ее строения от способов диссеминации этих растений. Заметим при этом, что проведенный нами ранее карполого-анатомический анализ (Терёхин, Кравцова, 1983) подтвердил самостоятельность рода *Phelipanche* Pomel, рассматривавшегося ранее в качестве одной из секций рода *Orobanche*.

Эмбриологический материал и зрелые семена собраны для настоящего исследования одним из авторов (Терёхиным). Препараты приготовлены по методике М. С. Навашина (1936). Срезы толщиной 10—12 мкм окрашивали генциановым фиолетовым с подкраской оранжем Ж в гвоздичном масле. Препараты *Cistanche salsa* были любезно предоставлены нам З. И. Никитичевой.

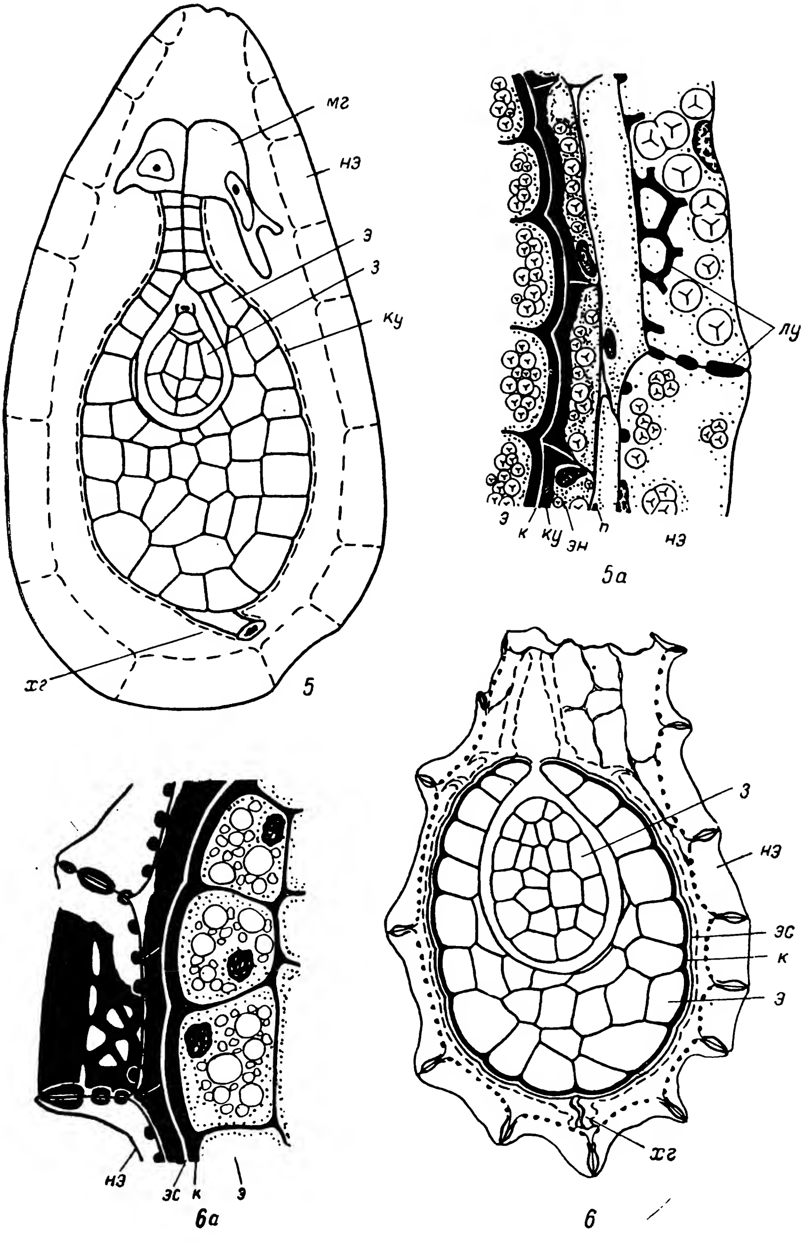


Рис. 1 *(продолжение)*.

Сформированные анатропные или гемитропные семязачатки изученных представителей семейства имеют один интегумент, состоящий из наружной эпидермы, интегументальной паренхимы и эндотелия (интегументального тапетума), преобразующегося в процессе развития семенной кожуры в ее эндотелиальный слой. Эндотелиальным слоем зрелой семенной кожуры мы называем гомогенный слой, образованный утолщенными и кутинизированными наружными тангентальными (обращенными к эндосперму) стенками клеток эндотелия. Другие стенки этих клеток разрушаются.

Phelipanche ramosa. Ко времени оплодотворения интегумент (на стороне, противоположной семяшву) состоит из 3—4 слоев (рис. 1, *1*, *1а*), отчетливо дифференцированных на три ткани: наружную эпидерму, паренхиму средних слоев и эндотелий. Относительно более крупные клетки наружной эпидермы интегумента заполнены к этому времени крахмалом, клетки паренхимы сильно вакуолизированы, клетки эндотелия с густой цитоплазмой и мелкими вакуолями.

В течение первых делений в эндосперме семя разрастается незначительно (рис. 1, *2*). В клетках паренхимы и эндотелия наблюдаются редкие антиклинальные деления. Клетки наружной эпидермы не делятся. Характерная особенность клеток эндотелия — их разрастание в радиальном направлении. При этом мелкие вакуоли сливаются в одну центральную, а цитоплазма и ядро концентрируются у наружной тангентальной стенки клетки. На стадии веретеновидного эндосперма, в период роста зиготы, увеличение объема семени становится более заметным (рис. 1, *3*, *3а*). Во время деления зиготы между интегументом и эндоспермом появляется кутикула, выделяемая клетками эндотелия. К этому моменту клетки наружной эпидермы интегумента разрослись в 3—5 раз по сравнению со стадией сформированного семязачатка, клетки паренхимы бедны цитоплазмой и в некоторых семенах уже облитерированы. Появление вторичных утолщений на радиальных и внутренних тангентальных стенках клеток наружной эпидермы отмечено в период квадрантов проэмбрио (рис. 1, *4*, *4а*), причем они более значительны на радиальных стенках. Наружная тангентальная стенка не утолщается. На стадии октантов проэмбрио заметно начало образования вторичных кутинизированных утолщений на наружных тангентальных стенках клеток эндотелия. Продолжается облитерация клеток интегументальной паренхимы. Вторичные утолщения оболочек клеток наружной эпидермы становятся все более выраженными. Во время дифференциации эмбриодермы появляются вторичные утолщения наружных тангентальных стенок клеток периферического слоя эндосперма (рис. 1, *5*, *5а*). Вторичные утолщения максимально выражены в оболочках клеток наружной эпидермы и эндотелия. Паренхима интегумента облитерирована.

Кожура зрелого семени (рис. 1, *6*, *6а*) состоит из наружной эпидермы с утолщенными и в большей или меньшей степени одревесневшими оболочками ее клеток (кроме наружной тангентальной), имеющими характерную сетчатую скульптуру вторичных утолщений, эндотелиального слоя и кутикулы.

Orobanche crenata. Ко времени оплодотворения характер дифференциации интегумента у *O. crenata* сходен с таковым у *Phelipanche ramosa.* Однако в отличие от последнего вида у *O. crenata* семя, а с ним и ткани интегумента, особенно наружная эпидерма и эндотелий, начинают заметно разрастаться сразу после оплодотворения и ко времени первого деления в эндосперме общий объем семени увеличивается примерно в 1.5 раза. При этом в паренхиме интегумента наблюдались единичные деления клеток, тогда как в эпидермальных его слоях клеточные деления не отмечены.

Кутикула между интегументом и эндоспермом появляется во время деления зиготы. Семя увеличивается к этому времени примерно вдвое, и его рост заканчивается. В этот момент начинается образование вторичных утолщений оболочек клеток наружной эпидермы интегумента и облитерация паренхимы интегумента. Последний процесс заканчивается на стадии квадрантов или октантов проэмбрио, что сопровождается появлением вторичных утолщений наружных тангентальных стенок клеток эндотелия. Их дифференциация происходит несколько иначе, чем у предыдущего вида, — они реже делятся на ранних стадиях развития семени и поэтому достигают бо́льших размеров, сильнее вытягиваются вдоль семени. Вторичные утолщения наружных тангентальных стенок клеток периферического слоя эндосперма отмечены ко времени образования октантов проэмбрио.

По числу слоев и характеру дифференциации семенная кожура *O. crenata* сходна с таковой у *P. ramosa.* Однако толщина эндотелиального слоя значительно меньше. Различается также скульптура вторичных утолщений оболочек клеток наружной эпидермы. У *O. crenata* вторичные утолщения первоначально возникают как сетчатые образования, но позже, вследствие их распространения на бо́льшую площадь клеточной оболочки, скульптура вторичных утолщений становится мелкоямчатой.

Diphelypaea coccinea. Особенность интегумента у этого вида — слабая дифференциация эндотелия в сформированном семязачатке. После оплодотворения семя, так же как и у *Orobanche crenata*, быстро разрастается.

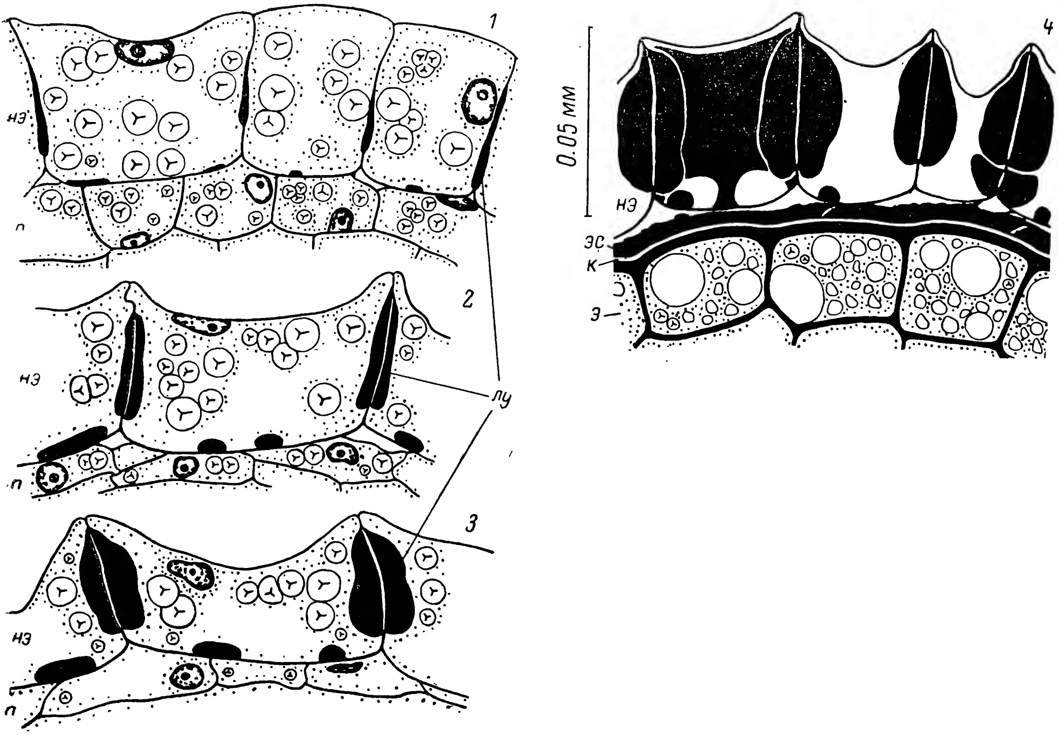


Рис. 2. Развитие наружной эпидермы семенной кожуры *Mannagettaea hummelii.*

1 — стадия деления зиготы, *2* — стадия квадрантов проэмбрио, *3* — стадия раннего глобулярного зародыша, *4* — зрелое семя; обозначения те же, что на рис. 1.

Интересной чертой развития интегумента у *D. coccinea* является почти одновременное появление кутикулы и вторичных утолщений оболочек клеток наружной эпидермы и клеток эндотелия, что наблюдается в период завершения роста зиготы и ее деления. Вторичные утолщения наружных тангентальных стенок клеток периферического слоя эндосперма отмечены на стадии октантов проэмбрио. К этому времени завершается облитерация паренхимы интегумента и значительно уплощаются клетки эндотелия. Столь ранняя дифференциация интегумента связана, вероятно, с относительно более сильно выраженной редукцией семязачатка *D. coccinea*, чем у других видов. Строение семенной кожуры в зрелых семенах сходно с таковым у *O. crenata*. Различия касаются главным образом скульптуры вторичных утолщений оболочек клеток наружной эпидермы: у *D. coccinea* она в основном сетчатая.

Mannagettaea hummelii. Ко времени оплодотворения 4-слойный интегумент семязачатка этого вида также дифференцирован на три ткани с отчетливо выраженным эндотелием. Во время первых делений в эндосперме семя значительно увеличивается в размерах (в 2 раза и более). Вторичные утолщения радиальных и внутренних тангентальных стенок клеток наружной эпидермы и кутикула между интегументом и эндоспермом обнаруживаются в период завершения роста и деления зиготы (рис. 2, *1*). В это время клетки эндотелия значительно разрастаются в радиальном направлении и вакуолизируются. Утолщение наружной тангентальной стенки клеток эндотелия становится заметным на стадии квадрантов проэмбрио. В это время паренхима интегумента облитерируется, оболочки клеток наружной эпидермы интегумента становятся более утолщенными (рис. 2, *2*). Начало утолщения наружной тангентальной стенки клеток периферического слоя эндосперма было отмечено на стадии раннего глобулярного зародыша. На этой стадии завершаются облитерация паренхимы интегумента и формирование вторичных утолщений оболочек клеток наружной эпидермы и эндотелия (рис. 2, *3*). Состав слоев семенной кожуры в зрелом семени тот же, что и у предыдущих видов, эндотелиальный слой тонкий (рис. 2, *4*).

Phacellanthus tubiflorus. Ко времени оплодотворения эндотелий в 4-слойном интегументе слабо дифференцирован. Его клетки и клетки наружной эпидермы интегумента изодиаметрические или слегка радиально вытянуты. Напротив, клетки паренхимы интегумента вытянуты в тангентальном направлении. Во время первых делений в эндосперме семя увеличивается в объеме в 1.5—2 раза. Появление кутикулы и образование вторичных утолщений оболочек клеток наружной эпидермы интегумента наблюдали во время деления зиготы. В это же время начинается облитерация клеток паренхимы интегумента. Вторичные утолщения наружной тангентальной стенки клеток эндотелия становятся заметными на стадии квадрантов проэмбрио. Облитерация паренхимы интегумента и разрушение клеточной структуры эндотелия происходят быстро и завершаются на стадии октантов проэмбрио. Утолщения наружных тангентальных стенок клеток периферического слоя эндосперма становятся заметными позднее, на стадии раннего глобулярного зародыша.

Кожура зрелого семени состоит из тех же слоев, что и у предыдущих видов. Эндотелиальный слой узкий. Вторичные утолщения оболочек клеток наружной эпидермы первоначально возникают как сетчатые образования, но позже, в зрелой семенной кожуре, наблюдается ямчатая скульптура вторичных утолщений.

Cistanche salsa. Интегумент, состоящий из 6—8 слоев клеток, ко времени оплодотворения также дифференцирован на три ткани. Однослойный эндотелий выражен отчетливо. Его клетки резко отличаются от клеток паренхимы своей формой: они значительно вытянуты в радиальном направлении. После оплодотворения семя быстро разрастается, однако дифференциация интегумента у этого вида происходит более замедленно по сравнению с описанными выше. Появление кутикулы между эндотелием и эндоспермом мы наблюдали во время первых делений в зародыше. К этому времени клетки эндотелия уже изодиаметрические, сильно вакуолизированы, с большим числом мелких крахмальных зерен и густой цитоплазмой, сосредоточенной в основном у наружной тангентальной и радиальных стенок. Утолщение наружных тангентальных стенок этих клеток заметно только на стадии октантов проэмбрио. Клетки эндотелия в этот период значительно вытянуты вдоль семени. Заметна облитерация клеток паренхимы интегумента. Сетчатые вторичные утолщения радиальных и внутренних тангентальных стенок клеток наружной эпидермы интегумента становятся выраженными в период дифференциации эмбриодермы. Облитерированные клетки паренхимы интегумента различимы еще на стадии позднего глобулярного зародыша.

В кожуре зрелого семени можно видеть те же основные слои, что и у других изученных видов заразиховых. Эндотелиальный слой широкий.

Boschniakia rossica. На стадии сформированного зародышевого мешка в 3—4-слойном интегументе семязачатка эндотелий выражен слабо, его клетки отличаются от клеток средних слоев интегумента более крупными ядрами. Ко времени образования октантов проэмбрио клетки паренхимы интегумента в значительной степени облитерируются, присутствуют кутикула и сформированный эндотелиальный слой. В клетках наружной эпидермы интегумента вторичные утолщения уже сформировались. Наружные тангентальные стенки клеток периферического слоя эндосперма еще не утолщены. Развитие семенной кожуры *B. rossica* протекает сходно с таковым у *Phacellanthus tubiflorus.*

В кожуре зрелых семян эндотелиальный слой широкий. На месте отмерших и опустевших клеток эндотелия и средних слоев интегумента на концах семени образуется система воздушных полостей.

Динамика крахмала. Крахмал в семязачатках всех изученных видов появляется в клетках наружной эпидермы интегумента уже на стадии 2-ядерного зародышевого мешка. В процессе развития семенной кожуры в клетках этого слоя происходит укрупнение крахмальных зерен. Их величина ко времени образования вторичных утолщений клеточных стенок достигает 10 мкм.

Как видно из таблицы, время появления крахмала в тканях интегумента и в эндосперме различно у представителей разных родов заразиховых. Крахмальные зерна в клетках эндотелия могут возникнуть раньше, одновременно или позже, чем в клетках паренхимы. Раннее появление крахмала в клетках эндотелия у *Orobanche crenata* и *Phelipanche ramosa* и длительное сохранение крахмальных зерен у *Cistanche salsa*, видимо, связаны с наблюдаемыми у этих видов относительно более мощными вторичными утолщениями наружной тангентальной стенки эндотелиальных клеток. Вероятно, при этом имеют значение и обилие крахмальных зерен, и их крупные размеры.

Появление крахмала в клетках эндосперма наблюдается после деления зиготы, а у некоторых изученных видов и еще позднее — во время первых делений в проэмбрио (*C. salsa*) или на стадии квадрантов проэмбрио (*Diphelypaea coccinea*). Tiagi (1951) отмечал, однако, наличие крахмала в эндосперме *Orobanche cernua* с первых его делений и даже в центральной клетке зародышевого мешка. Сходные результаты были получены им и при изучении *Phelipanche aegyptiaca*. У представителей большинства родов крахмал накапливается равномерно во всех клетках эндосперма, тогда как у *Cistanche salsa* — главным образом в центральной зоне эндосперма. У большинства изученных видов этот процесс в основном завершается на стадии октантов, а у *Mannagettaea hummelii* и *Cistanche salsa* — только к стадии раннего глобулярного проэмбрио.

При созревании семени происходит трансформация крахмала в другие формы запасных веществ и в эндосперме зрелых семян изученных видов, за исключением *C. salsa*, крахмал полностью отсутствует (*Boschniakia rossica*, *Diphelypaea coccinea*, *Phelipanche ramosa*) или присутствует в незначительных количествах (*Orobanche crenata*, *Mannagettaea hummelii*). Основными запасными веществами в эндосперме исследованных нами заразиховых являются жиры и белки. Лишь в центральной части эндосперма *Cistanche salsa* значительное количество крахмала сохраняется и в зрелых семенах. У всех изученных видов в эндосперме присутствует более или менее выраженный алейроноподобный слой.

Обсуждение результатов. Основные черты сходства в формировании и строении семенной кожуры у изученных представителей семейства заразиховых заключаются: 1) в характере дифференциации интегумента в период оплодотворения (присутствие трех тканей: крахмалоносной наружной эпидермы, паренхимы и однослойного эндотелия); 2) в общем направлении и частично последовательности специализации тканей интегумента; 3) в общности строения семенной кожуры в зрелом семени.

Различия в формировании и строении семенной кожуры изученных заразиховых касаются прежде всего темпов дифференциации тканей интегумента (по сравнению с темпами развития эндосперма и зародыша) и отчасти — порядка и синхронности образования структур, формирующих семенную кожуру зрелого семени. Различна у изученных видов и скульптура вторичных утолщений радиальной и внутренней тангентальной стенок клеток наружной эпидермы. У большинства изученных видов значительный рост семени (в 1.5—2 раза) происходит в период от оплодотворения до первых делений в эндосперме. Исключением является *Phelipanche ramosa*, у которого семя в этот период увеличивается незначительно.

Кутикула у изученных видов появляется примерно на одной и той же стадии развития семени — ко времени деления зиготы. Tiagi (1952) отмечал двуслойную кутикулу у *Aeginetia indica*, считая, что она выделяется клетками как эндотелия, так и эндосперма. Наше исследование не обнаружило присутствия двуслойной кутикулы. П. Магешвари (1954) отмечал, что образование кутикулы между интегументом и эндоспермом создает барьер для метаболических связей между этими структурами. Полученные нами данные подтверждают этот вывод.

Время начала образования вторичных утолщений оболочек клеток наружной эпидермы интегумента у изученных видов значительно различается. Так, у *Diphelypaea coccinea*, *Mannagettaea hummelii* и *Phacellanthus tubiflorus* вторичные утолщения в оболочках этих клеток появляются уже на стадии роста зиготы. Ко времени деления зиготы они становятся заметными также у *Orobanche crenata*. Это наблюдение согласуется с данными по другим видам рода *Orobanche* — *O. lucorum* (Tiagi, Sankla, 1963) и *O. pallidiflora* (Никитичева, Терёхин, 1976). У *Phelipanche ramosa* и *Cistanche salsa* вторичные утолщения оболочек клеток наружной эпидермы становятся заметными значительно позже: у *P. ramosa* — на ста-

Динамика крахмала в тканях интегумента и эндосперма развивающегося семени

Вид	Появление крахмала			Крахмал в клетках эндосперма	
	в клетках наружной эпидермы интегумента	в клетках паренхимы интегумента	в клетках эндотелия	появление	в зрелых семенах
Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch.	—	В момент оплодотворения	—	—	Отсутствует (полностью замещается жирами и белком)
Cistanche salsa (C. A. Mey.) G. Beck	На стадии 2-ядерного зародышевого мешка	Во время роста зиготы (после первых делений в эндосперме)		В момент деления зиготы	Присутствует в большом количестве
Diphelypaea coccinea (Bieb.) Nicolson	То же	То же	На стадии квадрантов		Отсутствует
Mannagettaea hummelii H. Smith	» »	В момент деления зиготы			Присутствует в небольшом количестве
Orobanche crenata Forssk.	» »	В момент оплодотворения	Во время первого деления в эндосперме	То же	То же
Phacellanthus tubiflorus Sieb. et Zucc.	» »	Во время первого деления в эндосперме	В момент деления зиготы	» »	Отсутствует
Phelipanche ramosa (L.) Pomel	» »	Во время роста зиготы (после первых делений в эндосперме)	Во время первого деления в эндосперме	» »	»

Примечание. Тире обозначает отсутствие материала.

дии квадрантов проэмбрио, а у *C. salsa* — на стадии раннего глобулярного проэмбрио. Это «запаздывание», вероятно, связано с более медленным ростом семени у *P. ramosa* или с более длительным его развитием у *C. salsa*, что определяется, по-видимому, меньшей редукцией интегумента, семязачатка и семени в целом у видов рода *Cistanche* по сравнению с другими родами заразиховых.

У всех изученных видов, кроме *C. salsa*, ко времени образования глобулярного зародыша вторичные утолщения радиальных и внутренних тангентальных стенок клеток наружной эпидермы интегумента уже хорошо выражены и в некоторых случаях достигают полного развития. У эпизоохорных *Mannagettaea hummelii* и *Phacellanthus tubiflorus* вторичные утолщения оболочек клеток наружной эпидермы семенной кожуры мощнее, чем у других исследованных видов. Нужно отметить, что сетчатая скульптура вторичных утолщений, обнаруженная у большинства видов, формируется сразу, а ямчатая скульптура первоначально возникает в виде сетчатых утолщений.

«Экологическая» дифференциация структуры семенной кожуры происходит главным образом путем различий в направлении роста клеток наружной эпидермы интегумента и в мощности вторичных утолщений их клеточных стенок. С другой стороны, характер скульптуры вторичных утолщений, обнаруживая очевидную взаимосвязь с таксономической принадлежностью изученных семян, в настоящее время не позволяет найти связь с экологией вида.

Согласно нашим наблюдениям и на основе анализа литературных данных, у заразиховых можно выделить 2 морфогенетических и 5 экологических типов организации семенной кожуры (см. схему). Изученные виды относятся к следующим экологическим типам: *Cistanche salsa* — к анемохорному; *Diphelypaea coccinea*, *Orobanche crenata* и *Phelipanche ramosa* — к анемогидрохорному; *Mannagettaea hummelii* и *Phacellanthus tubiflorus* — к эпизоохорному. *Boschniakia rossica* по характеру клеток эпидермы семенной кожуры можно отнести к анемогидрохорному типу, однако развитие воздушных полостей на концах семени у этого вида (см. также Smith, 1933) свидетельствует, что в его диссеминации преобладают анемохорные процессы.

Утолщение наружной тангентальной стенки клеток эндотелия у изученных видов происходит относительно независимо от образования у них вторичных утолщений в клетках наружной эпидермы. У *Mannagettaea hummelii*, *Phacellanthus tubiflorus* и *Phelipanche ramosa* они становятся заметными позже, чем утолщения в оболочках клеток наружной эпидермы (примерно на стадии квадрантов проэмбрио). У *Diphelypaea coccinea* и *Orobanche crenata* эти процессы начинаются примерно в одно и то же время — перед делением зиготы. У *Cistanche salsa* образование вторичных утолщений оболочек клеток эндотелия предваряет таковые в клетках наружной эпидермы.

Хотя клетки периферического слоя эндосперма не входят в состав семенной кожуры, их защитная функция в семени очевидна. Об этом свидетельствуют вторичные утолщения (более или менее мощные) наружной тангентальной стенки клеток периферического слоя эндосперма. Интересно в этой связи отметить, что формирование утолщенных оболочек клеток периферического слоя эндосперма представляет собой завершающий этап образования защитных структур семени.

Как показывает изучение динамики крахмала в процессе формирования семенной кожуры заразиховых (см. таблицу), углеводы в тканях интегумента являются запасными веществами, расходуемыми на построение вторичных оболочек клеток наружной эпидермы и эндотелия. Основным каналом снабжения питательными веществами развивающегося эндосперма на первых стадиях формирования семени служат, вероятно, проводящий пучок семяшва и халазальная гаустория эндосперма. Позднее, во время и после дегенерации халазальной гаустории, эту роль принимает на себя микропилярная гаустория эндосперма. Потребление крахмала из паренхимы интегумента происходит главным образом путем его абсорбции микропилярной гаусторией, функционирующей до поздних стадий развития семени; запасной крахмал наружной эпидермы интегумента, по-видимому, не используется в качестве источника энергетических веществ при развитии эндосперма.

Хотя последовательное образование основных структур семенной кожуры у исследованных видов заразиховых приурочено к определенным стадиям раз-

СХЕМА

ОСНОВНЫЕ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМ. *OROBANCHACEAE*

Морфогенетические типы

Тип Orobanche

Семенная кожура двуслойная, эндотелий однослойный, клетки эпидермы с лигнифицированными вторичными скульптурными утолщениями, паренхима интегумента разрушена: клетки эндотелия и паренхимы формируют воздушные полости

Тип Conopholis

Семенная кожура многослойная, эндотелий многослойный, клетки эпидермы и паренхимы интегумента с мощными лигнифицированными скульптурными утолщениями

Анемохорный тип (*Aegínetia*, *Cistanche*, *Kopsiopsis*, *Xylanche*)

Клетки эпидермы крупные, радиально удлиненные, открытые (без наружных стенок); поверхность семян глубокоячеистая; в образовании семенной кожуры часто принимает участие паренхима интегумента (*Kopsiopsis*, *Xylanche*)

Анемогидрохорный тип (анемохорно-гидрохорный) (*Boschniakia*, *Christisonia* (?), * *Diphelypaea*, *Orobanche*, *Phelipanche*)

Поверхность семян сетчатая, или вследствие разрушения или впячивания наружной тангентальной стенки клеток эпидермы ячеистая

Гидрохорный тип (*Epifagus*)

Клетки эпидермы уплощены, с кольцевидными утолщениями радиальных стенок, поверхность семян гладкосетчатая

Эпизоохорный тип (*Mannagettaea*, *Phacellanthus*)

Клетки эпидермы с мощными вторичными утолщениями радиальных и внутренних тангентальных стенок

Эндозоохорный тип (*Conopholis*)

Поверхность семян гладкая

Анемо- или гидрохорные

Зоохорные

Экологические типы

---

* Семенная кожура представителей родов *Christisonia* и *Gleadovia* изучена недостаточно, но, согласно имеющимся данным (Терёхин, Никитичева, 1981), представляет собой одну из вариаций анемогидрохорного типа.

вития эндосперма и зародыша, эти морфогенетические взаимосвязи не являются жесткими. Об этом свидетельствуют наши данные о вариабельности в развитии эндосперма и зародыша, с одной стороны, и структур семенной кожуры — с другой, в разных семенах одного и того же вида и даже отдельного растения. Значительная вариабельность этих взаимосвязей у представителей разных родов подтверждает это заключение и свидетельствует о высокой эволюционной лабильности и относительной независимости развития семенной кожуры от системы эндосперм—зародыш. Имея в виду различие функций зародыша, эндосперма и семенной кожуры в зрелом семени и при его прорастании, можно сделать вывод о том, что их эволюционные преобразования обусловлены разными комплексами экологических факторов (Терёхин, 1977).

Проведенное исследование и анализ литературных данных позволили выявить 2 морфогенетических и 5 экологических типов строения семенной кожуры заразиховых.

Изученные нами представители семейства характеризуются одним морфогенетическим типом семенной кожуры. Вместе с тем у них наблюдаются различия в темпах дифференциации интегумента, в порядке и синхронности образования основных структур семенной кожуры и в некоторых особенностях последних этапов ее формирования.

Кутикула, выделяемая клетками интегументального тапетума, является наиболее рано формирующейся структурой семенной кожуры.

Время начала образования вторичных утолщений оболочек клеток наружной эпидермы интегумента различно у разных видов. Скульптура этих утолщений связана с таксономической принадлежностью изученных семян и не поддается в настоящее время экологическому анализу.

Вторичные утолщения наружных тангентальных стенок клеток эндотелия формируются независимо от времени образования вторичных утолщений в оболочках клеток наружной эпидермы интегумента.

Морфогенетические взаимосвязи между развитием семенной кожуры и развитием зародыша и эндосперма не являются жесткими.

Углеводы в тканях интегумента служат основными запасными веществами, расходуемыми на построение вторичных оболочек клеток наружной эпидермы и эндотелиального слоя семенной кожуры. Потребление эндоспермом крахмала из паренхимы интегумента идет в основном путем его абсорбции микропилярной гаусторией.

Основными запасными веществами эндосперма в семенах большинства изученных заразиховых являются жиры и белки. В эндосперме *Cistanche salsa* сохраняется значительное количество крахмала. В эндосперме всех изученных видов дифференцирован алейроноподобный слой.

ЛИТЕРАТУРА

Анисимова Г. М. Развитие и строение семени у *Orobanche cumana* и *O. alsatica* (*Orobanchaceae*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 4, с. 473—482. — *Зажурило К. К.*, *Родионова С. М.* К вопросу о способах распространения семян подсолнечной заразихи. — Тр. Воронеж. ст. защиты растений, 1936, т. 12, вып. 1, с. 65—78. — *Магешвари П.* Эмбриология покрытосеменных. М.: Изд-во иностр. лит., 1954. 439 с. — *Навашин М. С.* Методика цитологического исследования для селекционных целей. М.; Л.: Сельхозгиз, 1936. 86 с. — *Никитичева З. И.*, *Терёхин Э. С.* Развитие семени и проростка *Orobanche pallidiflora* Wimn. et Grab. (*Orobanchaceae*). — Бот. журн., 1976, т. 61, № 5, с. 690—700. — *Сукачёв В. Н.* Подсолнечная заразиха (*Orobanche cumana* Wallr.). — Сельское хозяйство и лесоводство, 1900, т. 65, вып. 1, с. 1—12. — *Терёхин Э. С.* Паразитные цветковые растения. Эволюция онтогенеза и образ жизни. Л.: Наука, 1977, 219 с. — *Терёхин Э. С.* Эмбриология *Orobanchaceae*. III. *Mannagettaea hummelii* H. Smith. — Бот. журн., 1979, т. 65, № 10, с. 1390—1400. — *Терёхин Э. С.*, *Кравцова Т. И.* Карполого-анатомический анализ рода *Phelipanche* (*Orobanchaceae*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 11, с. 1488—1496. — *Терёхин Э. С.*, *Никитичева З. И.* Семейство *Orobanchaceae*. Онтогенез и филогенез. Л.: Наука, 1981. 228 с. — *Corner F. R. S.* The seeds of dicotyledons. London; New York; Melbourne, 1976, vol. 1. 311 p. — *Durbin K.D.* Hosts of the branched broomrape and its occurrence in California. — Plant Dis. Rep., 1953, vol. 37, N 1, p. 136—137. — *Kuijt J.* The biology of parasitic flowering plants. Berkeley; Los Angeles, 1969. 246 p. — *Musselman L. J.*, *Mann W. F.* A survey of surface characteristics of seeds of *Scrophulariaceae* and *Orobanchaceae*, using scanning microscopy. — Phytomorphology, 1976, vol. 26, N 4, p. 370—378. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen-Samen. — In: Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, 1926, Bd 10. 364 S. — *Smith H.* Plantae sinensis XXVI. *Orobanchaceae*. — Medd. Goteborgs Bot. Tradgard, 1933, vol. 8, p. 127—146. — *Tiagi B.* Studies in the family

Orobanchaceae. III. A contribution to the embryology of *Orobanche cernua* Loefl. and *O. aegyptiaca* Pers. — Phytomorphology, 1951, vol. 1, N 3/4, p. 158—169. — *Tiagi B.* Studies in the family *Orobanchaceae*. II. A contribution to the embryology of *Aeginetia indica* L. — Bul. Tor. Bot. Club, 1952, vol. 79, N 1, p. 63—78. — *Tiagi B.* Studies in the family *Orobanchaceae*. IV. Embryology of *Boschniakia himalaica* Hook. f. and *B. tuberosa* (Hook. f.) Jepson, with remarks on the evolution of the family. — Bot. Not. (Lund), 1963, vol. 116, f. 1, p. 81—93. — *Tiagi B.* Studies in the family *Orobanchaceae*. VI. Development of the seed in *Conopholis americana* (L.) Wallr. — Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 1965, t. 11, N 1—2, p. 253—263. — *Tiagi B., Sankla H.* Studies in the family *Orobanchaceae*. V. A contribution to the embryology of *Orobanche lucorum*. — Bot. Mag. Tokyo, 1963, vol. 76, N 1, p. 81—88.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 VII 1985.

УДК 581.352 : 582.5/.9

Бот. журн., т. 71, № 11

С. В. Шевченко

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА НЕКОТОРЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

S. V. SHEVCHENKO. THE FEATURES OF DEVELOPMENT OF THE MALE GAMETOPHYTE IN SOME ANGIOSPERMS

В результате изучения развития пыльцы *Clematis integrifolia*, *C. lanuginosa*, *Lilium candidum*, *Hyacinthus orientalis* (сорт Pink Perlin), *Nicotiana tabacum* (сорт Дюбек) установлено: 1) зрелая пыльца названных видов чрезвычайно гетерогенна, что обусловлено в первую очередь генотипом особи; 2) большое число микроспор элиминирует на разных стадиях развития мужского гаметофита; 3) для пыльников всех исследованных видов характерна способность к образованию in vivo ценоцитов и многоклеточных структур, которые представляют особый интерес как начальные стадии развития эмбриоидов.

Одним из наиболее интересных вопросов цитоэмбриологии является установление закономерностей развития мужского гаметофита покрытосеменных растений; на это указывали многие ученые (Герасимова-Навашина, 1951, 1957; Поддубная-Арнольди, 1964, 1971, 1976; Романов, 1970; Яковлев, 1974, и др.). В большинстве работ по этому вопросу представлены результаты изучения нормального протекания процессов микроспорогенеза и формирования мужского гаметофита. Мы в своей работе обратили внимание на имеющиеся отклонения от нормы развития, стремились выявить причины и механизмы их возникновения, а также возможности использования в селекции. С этой целью был проведен анализ развития микроспор и пыльцевых зерен некоторых представителей покрытосеменных растений.

Материалом для исследования служили пыльники на разных стадиях развития пыльцы и зрелая пыльца видов *Clematis integrifolia* L., *C. lanuginosa* L., *Lilium candidum* L., *Hyacinthus orientalis* L. (сорт Pink Perlin) и *Nicotiana tabacum* L. (сорт Дюбек). Анализ проводили на постоянных препаратах, приготовленных по ранее описанной методике (Шевченко, 1977). Для получения среднего образца пыльцы брали 10 закрытых цветков, вычленяли из них пыльники, содержали их до раскрытия (обычно 24 ч), затем смешивали пыльцу и готовили постоянные препараты (мазки). Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-4.

В результате изучения препаратов было установлено, что первое деление при формировании мужского гаметофита проходит обычным путем — микроспора увеличивается в размерах, в ней появляется крупная вакуоль, ядро приближается к оболочке и делится (рис. 1, *а*). Образующаяся генеративная клетка отделяется от оболочки пыльцевого зерна, постепенно внедряется в цитоплазму вегетативной клетки и приобретает веретенообразную или серповидную форму (рис. 1, *б*). Следует обратить внимание на более интенсивную окрашиваемость метиловым зеленым ядра генеративной клетки по сравнению с ядром вегетатив-

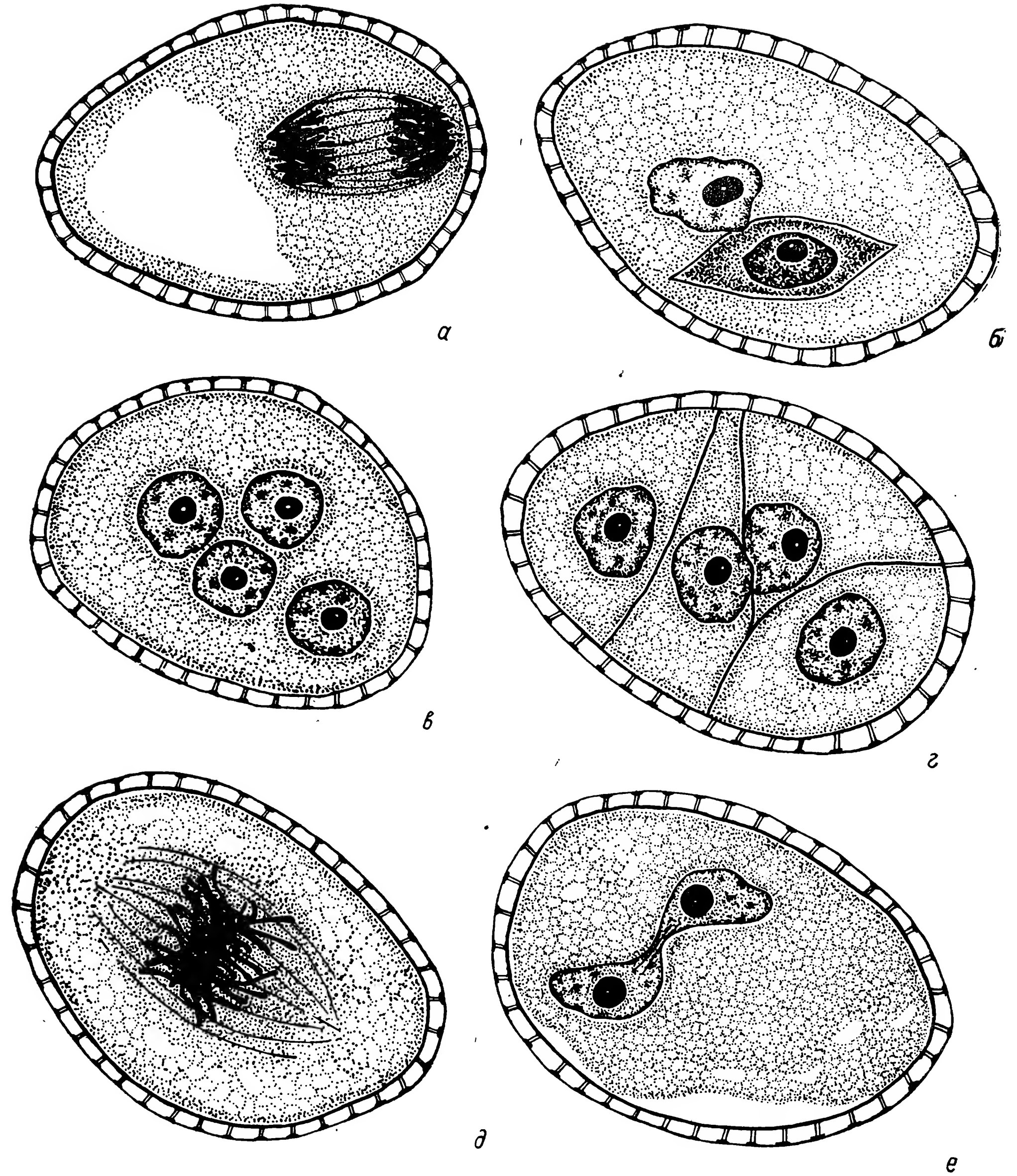


Рис. 1. Первое деление при формировании мужского гаметофита *Lilium candidum* и его аномалии.

а — первое деление ядра микроспоры, *б* — нормальное зрелое двуклеточное пыльцевое зерно, *в* — четырехъядерный ценоцит, *г* — четырехклеточная структура, *д* — эквационный митоз ядра микроспоры, *е* — амитотическое деление ядра микроспоры.

ной клетки. По мнению ряда авторов, это можно объяснить разным количественным содержанием ДНК в ядрах (La Cour, 1949; Поддубная-Арнольди, 1976). Сильную пиронинофильность цитоплазмы генеративной клетки по сравнению с цитоплазмой вегетативной клетки, вероятно, можно объяснить наличием в первой значительного количества РНК (Болховских, 1965).

Зрелая пыльца представляет собой гетерогенную смесь пыльцевых зерен, основная масса (до 90 %) — это морфологически и физиологически нормальные двуклеточные пыльцевые зерна. Наряду с нормальными пыльцевыми зернами в пыльниках встречаются разного рода аномалии. Наиболее интересная из них, на наш взгляд, — это формирование ценоцитных многоядерных и многоклеточных структур (рис. 1, *в*, *г*). Развиваются они, по-видимому, в результате нарушения ориентации ахроматического веретена при первом митотическом делении (рис. 1, *д*). Обнаружено нами также амитотическое деление (рис. 1, *е*).

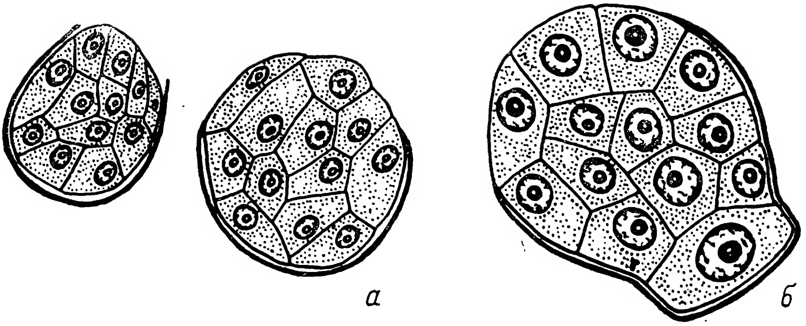


Рис. 2. Многоклеточные эмбриоиды после 20 (*а*) и 30 (*б*) сут культивирования пыльников *Nicotiana tabacum*.

Число аномалий различно у разных видов, сортов и даже индивидуумов, что обусловливается и генотипически, и условиями окружающей среды. Так, например, у *Clematis integrifolia* и *C. lanuginosa* в среднем образце пыльцы количество многоклеточных структур составляло 0.1—0.2 % от общего числа пыльцевых зерен, тогда как у их межвидового гибрида *C. lanuginosa* × *C. integrifolia* — 11—12. В среднем образце пыльцы *Nicotiana tabacum* в период массового цветения (в августе) число ценоцитов и многоклеточных структур составляло около 4 %, к концу цветения (в октябре) оно возросло до 10—11, т. е. даже при нормально протекающем микроспорогенезе образуются микроспоры, различающиеся по своему генотипу и, следовательно, по способности реагировать на воздействия окружающей среды. Одни микроспоры дифференцируются в морфологически нормальные пыльцевые зерна, другие развиваются аномально.

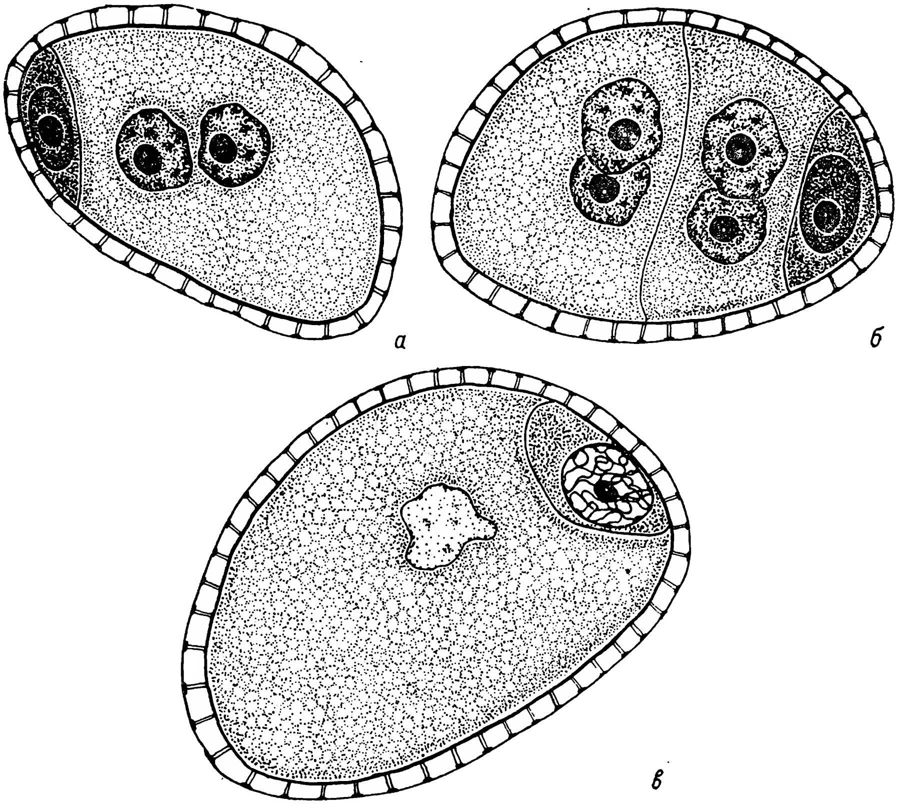


Рис. 3. Пыльцевые зерна с генеративной клеткой у оболочки.

Деление вегетативной клетки с образованием ядерной (*а*) и клеточной (*б*) структур; *в* — деление генеративной клетки, ядро вегетативной клетки дегенерирует.

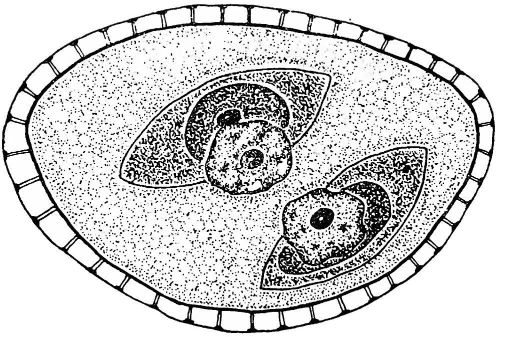


Рис. 4. Пыльцевое зерно с двумя генеративными клетками и двумя ядрами вегетативной клетки.

Следует особо отметить, что ценоциты и многоклеточные структуры, как показали наши наблюдения в культуре in vitro, могут развиваться в многоклеточные зародышеподобные образования — эмбриоиды (рис. 2, *а*, *б*). Об этом говорят также и литературные данные гистологического анализа материала по культуре пыльников (Nitsch J., Nitsch C., 1970; Geier, Kohlenbach, 1973).

Возможны, хотя и значительно реже, случаи дополнительного деления ядра вегетативной клетки (рис. 3, *а*, *б*). При наблюдении этих нарушений генеративная клетка оказывалась около оболочки пыльцевого зерна и иногда претерпевала деление (рис. 3, *в*). Аналогичные картины наблюдали и другие авторы, например А. К. Дзевалтовский и Н. М. Литвиненко (1973) у тетраплоидных форм дыни и огурца. Они отмечали случаи образования нескольких генеративных клеток в одном пыльцевом зерне. Мы также наблюдали пыльцевые зерна с двумя генеративными клетками и двумя ядрами вегетативной клетки (рис. 4).

Хотя ядро вегетативной клетки играет существенную роль в дальнейшем развитии мужского гаметофита (Литвак, Колесников, 1966), в норме оно не должно делиться; факты его деления демонстрируют тотипотентность растительных клеток, их уникальную способность к дедифференцировке и последующему развитию организованных структур. Об этом свидетельствуют данные получения гаплоидных эмбриоидов из вегетативных клеток (Raghavan, 1978, и др.).

Необходимо отметить, что довольно часто даже в одном и том же пыльнике развитие мужского гаметофита идет не строго синхронно, поэтому на стадии двуклеточной пыльцы можно видеть пыльцевые зерна как уже со спермиями, так и еще не приступившие к делению, т. е. наблюдаются как некоторое ускорение, так и замедление их развития.

Из всего вышесказанного видно, что даже у таких высокофертильных видов и сортов, как *Clematis integrifolia*, *C. lanuginosa*, *Lilium candidum*, *Hyacinthus orientalis* (сорт Pink Perlin), *Nicotiana tabacum* (сорт Дюбек), имеется часть микроспор, которые дегенерируют на разных стадиях развития мужского гаметофита. Представляют особый интерес так называемые жизнеспособные аномалии (многоядерные и многоклеточные структуры), которые в половом процессе не участвуют, но при создании определенных условий в культуре in vitro способны к дальнейшему развитию. По всей вероятности, способность микроспор к образованию ценоцитов и многоклеточных структур можно считать закономерностью развития генеративных органов высших растений, поскольку обнаружена она как у покрытосеменных, так и у голосеменных (Никифоров и др., 1975; Никифоров, Феофилова, 1982; Поддубная-Арнольди, 1976, и др.) растений.

ЛИТЕРАТУРА

Болховских З. В. Динамика нуклеиновых кислот при формировании генеративной и вегетативной клеток пыльцевого зерна лилии. — Цитология, 1965, т. 7. с. 745—748. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Пыльцевое зерно, гаметы и половой процесс у покрытосеменных. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1951, сер. 7, вып. 3, с. 165—211. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Оплодотворение как онтогенетический процесс. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 11, с. 1954—1962. — *Дзевалтовский А. К., Литвиненко Н. М.* Формирование пыльцевых зерен у экспериментально тетраплоидной формы огурца. — В кн.: Материалы Всес. симп. «Половой процесс и эмбриогенез растений». М., 1973, с. 32—36. — *Литвак А. И., Колесников С. М.* О развитии пыльцевых зерен и росте пыльцевых трубок. — В кн.: Биология оплодотворения и гетерозис культурных растений. Кишинев: Картя молдовеняскэ, 1966, с. 4—12. — *Никифоров Ю. Л., Ругузов И. А., Кузнецов С. И.* Анализ развития пыльцы кедра ливанского. — Онтогенез, 1975, № 3, с. 277—283. — *Никифоров Ю. Л., Феофилова Г. Ф.* Анализ пыльцы видов и сортов рода *Canna*. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 2, с. 166—176. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Общая эмбриология покрытосеменных. М.: Наука, 1964. 482 с. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Микроспорогенез и мужской гаметофит покрытосеменных растений. — В кн.: Проблемы эмбриологии. Киев: Наук. думка, 1971, с. 26—72. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 507 с. — *Романов И. Д.* Особенности развития злаков и значение их для некоторых генетических исследований. — Генетика, 1970, т. 6, № 10, с. 11—24. — *Шевченко С. В.* К вопросу о получении гаплоидных растений *Nicotiana tabacum* L. (сем. *Solanaceae*). — Бот. журн., 1977, т. 62, № 8, с. 1176—1179. — *Яковлев М. С.* Гаметогенез, зародышевый мешок и пыльцевое зерно. (К проблеме происхождения *Angiospermae*). — Бот. журн., 1974, т. 59, № 12, с. 1682—1693. — *Geier T., Kohlenbach H. W.* Entwicklung von Embrionen und embriogenem Kallus aus Pollenkörnern von *Datura meteloides* und *Datura innoxia*. — Protoplasma, 1973, vol. 78, N 4, p. 381—396. — *La Cour L. F.* Nuclear differentiation the pollen grains. — Heredity, 1949, vol. 19, N 4, p. 21—27. — *Nitsch J. F., Nitsch C.* Obtention de plantes haploides à partir de pollen. — Bul. Soc. France, 1970, vol. 117, N 7—8, p. 339—359. — *Raghavan V.* Origin and development of pollen embryoids and pollen calluses in cultured anther segments of *Hyoscyamus niger* (henbane). — Amer. J. Bot., 1978, vol. 65, N 9, p. 984—1002.

Государственный Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 17 II 1984.

УДК 581.43 : 582.734

Бот. журн., т. 71, № 11

Д. Баясгалан

О ПЛАСТИЧНОСТИ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ *SANGUISORBA OFFICINALIS* (*ROSACEAE*) В СЕВЕРНОЙ МОНГОЛИИ

D. BAYASGALAN. ON THE PLASTICITY OF THE *SANGUISORBA OFFICINALIS* (*ROSACEAE*) ROOT SYSTEM IN NORTH MONGOLIA

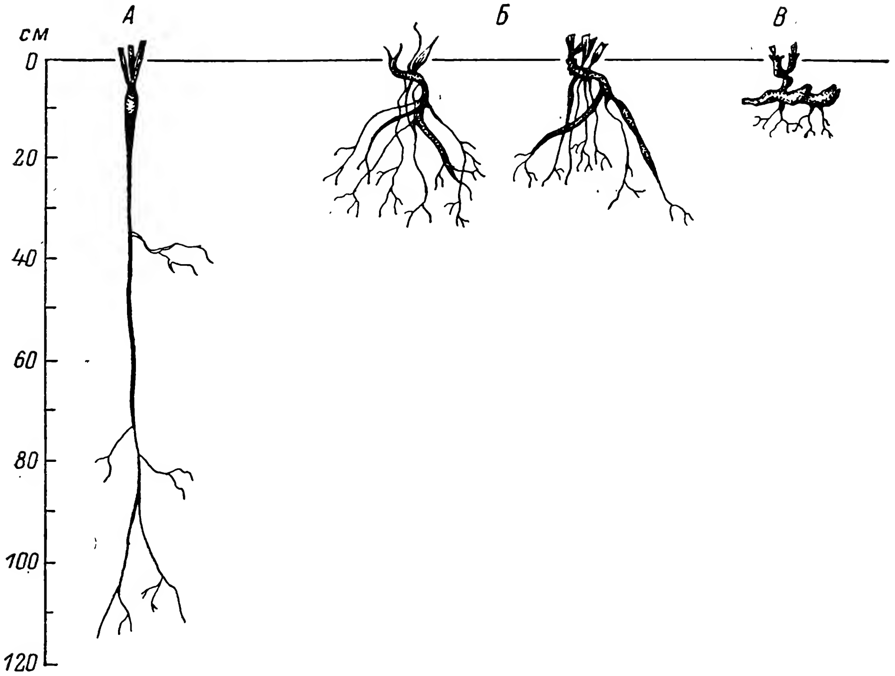
Приводятся данные о пластичности корневой системы *Sanguisorba officinalis* в различных экологических условиях. Форма корневой системы и глубина залегания корней зависят от механического состава, влажности и температурного режима почв.

Изучение пластичности корневых систем представляет общебиологический и практический интерес. Характер корневой системы изменяется в связи с почвенными условиями. Если подземный орган вида имеет лекарственное, пищевое или техническое значение, можно подобрать условия выращивания, способствующие формированию максимальной подземной массы и оптимальной глубине его залегания. Кроме того, пластичность корневой системы вида можно использовать при его интродукции.

Sanguisorba officinalis L. — эвритопный вид. В северной Монголии произрастает на разнотравных пойменных, болотистых, остепненных и лесных лугах, в луговых степях, по берегам рек и родников среди прибрежных кустарников, в лиственничных рощах, березовых колках и на опушках, от степного до высокогорного пояса (Грубов, 1982).

Мы изучали корневую систему кровохлебки лекарственной на участках двух стационаров Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции: на злаково-осоково-разнотравном лугу (высота 1700 м над ур. м.) горно-лесостепного стационара, расположенного в районе Восточного Хангая (Архангайский аймак, Госхоз Тувшрулэх), на осоково-монгольскополевицевом болотистом лугу лугового стационара (Селенгинский аймак, Кормхоз Шамор), расположенного в пойме р. Орхон на высоте 580—600 м над ур. м., и в бруснично-разнотравном сосновом лесу также в районе лугового стационара на высоте 1200 м над ур. м.

В злаково-осоково-разнотравном остепненном луговом сообществе, приуроченном ко второй надпойменной террасе р. Цэцэрлэг, кровохлебка лекарственная является содоминантом вместе с другими мезофильными видами — *Aconitum barbatum* Pers., *Phlomis tuberosa* L., *Valeriana officinalis* L., *Geranium pseudosibiricum* J. Mayer. Почва на этом участке луговая темноцветная, длительно мерзлотная, с тяжелым суглинком в верхней части профиля (0—50 см), который



Корневая система *Sanguisorba officinalis.*

А — система стержневого корня; *Б, В* — система придаточных корней.

на глубине 76 см переходит в легкий сильносупесчаный суглинок. Тепловой и водный режимы почвы определяются сезонной динамикой уровня мерзлоты. В годы с обильными осадками надмерзлотная верховодка отмечается на глубине 90—150 см. Благоприятный температурный режим почв в вегетационном сезоне складывается в конце июля—начале августа, когда в верхнем горизонте 0—20 см отмечается 10° тепла (Максимович, 1983).

Кровохлебка лекарственная, растущая в этом сообществе, имеет стержневой корень, доходящий до 120—130 см глубины. Корневая шейка расположена на глубине 4—6 см. Главный корень ниже корневой шейки утолщен в диаметре до 1.5 см и имеет длину до 15 см, а ниже он постепенно сужается до 0.5 см в диам. Редкое ветвление боковых корней до III порядка отмечено на глубинах 30—50 и 70—120 см (см. рисунок, *А*).

На осоково-монгольскополевицевом болотистом лугу, расположенном в старице центральной части поймы р. Орхон, кровохлебка лекарственная также является содоминантом (но в более засушливые годы) вместе с мезофильными видами *Thalictrum simplex* L., *Oxytropis glabra* (Lam.) DC., *Potentilla anserina* L., *Halerpestes salsuginosa* (Pall. ex Georgi) Greene, *Artemisia laciniata* Willd.

Почва на этом участке пойменная глинистая, глубоко мерзлотная, с сильно переменным увлажнением. Верхняя часть (0—26 см) профиля сложена тяжелым суглинком, нижняя — средним, на глубине 70 см выражена глееватость. Переменный режим влаги на этом участке определяется количеством атмосферных осадков. В годы с обильными осадками участок затопляется до выхода грунтовых вод на поверхность, а в засушливые годы уровень грунтовых вод находится на глубине 100—150 см.

Корневая система кровохлебки лекарственной на этом участке состоит из придаточных корней, а главный корень здесь теряет свое значение, отмирая с верхушечки, раздваивается уже на глубине 10—15 см. Глубина проникновения придаточных корней кровохлебки лекарственной — всего лишь до 30 см. Придаточные корни шнуровидные, до 3—5 мм в диам., развиваются в области корневой шейки, расположенной на глубине 3 см, или на корневищах (см. рисунок, *Б*).

В травяном покрове соснового леса, где доминируют *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Pyrola incarnata* (DC.) Freyn, *Fragaria orientalis* Losinsk., *Vaccinium vitis-idaea* L., кровохлебка лекарственная встречается рассеянно. Лугово-лесная мерзлотная среднесуглинистая почва в этом сообществе хорошо обеспечена влагой, но характеризуется низкими температурами. Здесь, как и в других лесных сообществах (Огородников, 1981), почва прогревается в середине июля только на глубину до 20 см.

Особи кровохлебки лекарственной имеют мощные короткие корневища, которые располагаются на глубине 8—9 см, длина их 11—12, диаметр 1.5—2 см. На корневищах имеются редкие придаточные корни диаметром 2—3 мм, проникающие на глубину до 15 см (см. рисунок, *В*).

Г. М. Зозулин (1959) в Среднерусской лесостепи отмечал короткокорневищную форму кровохлебки лекарственной с сильно разветвленной корневой системой, проникающей в глубину до 150 см. Корневище диаметром 10—14 мм имеет общую длину 36 и ширину 22 см.

В Северной Монголии глубокая стержнекорневая система у кровохлебки лекарственной формируется на хорошо аэрируемых, легкосуглинистых почвах, оттаивающих в летний период на глубину свыше 1 м. Такой тип корневой системы у кровохлебки лекарственной мы отмечали в злаково-осоково-разнотравном остепненном сообществе материкового луга. На пойменном болотистом лугу тяжелый механический состав и плохая аэрация почвы обусловливают формирование системы придаточных корней, проникающих в глубину до 30 см. Еще более поверхностное размещение корневой системы отмечено у кровохлебки лекарственной на лесных почвах с близким залеганием мерзлоты, где этот вид уже занимает подчиненное положение в травяном покрове.

И. Г. Серебряков (1962) указывал, что на холодных, переувлажненных и плохо аэрируемых почвах у большинства луговых видов лесной зоны СССР также развивается короткокорневищная экобиоморфа с придаточной корневой системой.

Таким образом, развитие корневой системы и пластичность ее форм у кровохлебки лекарственной зависит от механического состава и водно-теплового режима почв.

ЛИТЕРАТУРА

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л.: Наука. 1982. 441 с. — *Зозулин Г. М.* Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциации плакоров Среднерусской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова: Тр. Центр. чернозем. гос. заповед., 1959, вып. 5, с. 4—86. — *Максимович С. В.* Почвенный покров. Структура высотной поясности. — В кн.: Горная лесостепь Восточного Хангая. М.: Наука, 1983, с. 51—89. — *Огородников А. В.* Почвы подтаежных (травяных) лесов. — В кн.: Почвы горных лесов Монгольской Народной Республики. Новосибирск: Наука, 1981, с. 57—87. — *Серебряков И. Г.* Основные контуры эволюционно-экологической системы жизненных форм покрытосеменных и хвойных растений. — В кн.: Экологическая морфология растений (жизненные формы покрытосеменных и хвойных). М.: Высш. школа, 1962, с. 78—119.

Институт ботаники АН Монгольской Народной Республики,
Улан-Батор.

Получено 25 XI 1985.

УДК 581.9 (575)

В. Н. Храмцов

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ЧУ-ИЛИЙСКИХ ГОР

V. N. KHRAMTSOV. THE PATTERNS IN THE VEGETATIVE COVER OF THE CHU-ILII MOUNTAINS

На основании изучения состава растительных сообществ (участия в пустынных ценозах на подгорных равнинах эфемероидов *Carex pachystylis* и *Poa bulbosa*) установлена гумидно-предгорная зона хр. Заилийский Алатау и Чу-Илийских гор. В низкогорьях выявлены два растительных пояса — пустынный и степной. В пределах поясов выделены подпояса I и II порядков. Приводится характеристика растительности подпоясов.

Чу-Илийские горы расположены в междуречье рек Или и Чу, в связи с чем они и получили свое название. Горы являются северо-западным продолжением хр. Жетыжол, относящегося к системе хр. Заилийский Алатау. Границы Чу-Илийских гор определялись по-разному (Аболин, 1930; Фисюн, 1953). Мы, в соответствии с мнением Р. И. Аболина (1930), относим к Чу-Илийским горам территорию, ограниченную на юге Копа-Чокпарским коридором, на севере — песками Таукум, на востоке — долиной р. Курты, на западе — р. Чу и равниной Бетпак-Дала. В эту горную систему входят низкие массивы Койжарылган, Майжарылган и гора Джамбыл, но к ней не принадлежит плато Кендыктас.

Для Чу-Илийских гор, расположенных на территории пустынь Турана, характерен континентальный аридный тип климата. Годовое количество осадков составляет 269—276 мм. В течение года осадки выпадают неравномерно. Имеются два максимума — первый весенне-летний (апрель—июнь) и второй осенне-зимний (октябрь—ноябрь) — и один летний минимум (июль—сентябрь). Среднегодовые температуры воздуха колеблются от +8 (на юге) до 10.3 °C (на севере). Самый жаркий месяц — июль (25—26°), самый холодный — январь (—5, —10°). Снежный покров устанавливается в декабре и сходит в конце февраля—начале марта, высота его составляет 10—20 см («Агроклиматический справочник по Алма-Атинской области», 1961; «Агроклиматический справочник по Джамбульской области», 1961). При сопоставлении климадиаграмм Чу-Илийских гор с климадиаграммами других пустынных и степных регионов выявились некоторые черты климатов, общие и с южными пустынными, и с северными пустынно-степными районами. С южными их сближает особая ритмика выпадения осадков: наличие осенне-весенних максимумов и летнего минимума, с северными — примерно равное количество летних осадков. Таким образом, для Чу-Илийских гор характерен гидротермический режим, сходный, с одной стороны, с режимом опустыненных степей, с другой — с южными пустынями. Это определяет возможность сосуществования в этих горах двух типов растительности — пустынного и степного с развитием во всех сообществах четко выраженной синузии эфемеров и эфемероидов, которая свойственна более южным регионам Турана.

В Чу-Илийских горах распространены следующие типы почв: серо-бурые пустынные, светлые и обыкновенные сероземы и горные светло-каштановые почвы («Почвы Казахской ССР. . .», 1967; «Почвенная карта Казахской ССР», 1975). Зональными являются пустынные серо-бурые почвы, распространенные на подгорных равнинах до высоты 650—700 м над ур. м. Светлые и обыкновенные сероземы Чу-Илийских гор относятся к особой генетической группе, отличительными чертами которой являются малая карбонатность верхней части профиля, слабая выраженность дернового горизонта, частичное промерзание. Высотный створ почв заканчивается горными светло-каштановыми почвами, обычно щебнистыми и малокарбонатными.

Современный низкогорно-мелкосопочный рельеф Чу-Илийского региона не является однородным, и горы не образуют единого хребта: низкогорные массивы (горы Анархай, Хантау, Доланкара, Серектас и др.) перемежаются с холмистыми высокоприподнятыми равнинами и мелкосопочниками, переходящими на севере в волнистую мелкосопочную равнину. Макросклоны гор в целом асимметричны: юго-западный макросклон крутой, северо-западный — пологий. Относительное превышение Чу-Илийских гор над Чуйской аллювиальной равниной достигает 500 м. Максимальная высота — 1294 м над ур. м. (гора Анархай).

На дневную поверхность в горах выходят разнообразные протерозойские и палеозойские породы, представленные гнейсами, кристаллическими и глинистыми сланцами, песчаниками, конгломератами, известняками, порфирами, гранитами, гранодиоритами и др. В четвертичное время происходило отложение лёсса и лёссовидных суглинков («Геология СССР», 1971). Это разнообразие почвообразующих пород приводит к большой пестротности растительности гор.

Климатически обусловленные закономерности растительного покрова гор ботанико-географы обычно анализируют в двух аспектах. Во-первых, уточняется зональное положение гор, в значительной мере определяющее высотно-поясные закономерности растительности и те смены растительных сообществ на подгорных равнинах и пьедесталах гор, которые обусловлены общими изменениями климата в широтном и долготном направлениях. Во-вторых, устанавливаются высотно-поясные смены растительности непосредственно на склонах гор, связанные с изменениями климата по мере увеличения высоты над уровнем моря.

Однако в последние десятилетия как почвоведы (Соколов, 1959; Фридланд, 1959; Ливеровский, Корнблюм, 1960), так и ботанико-географы (Карамышева, Банзрагч, 1977; Карамышева, 1981; Евстифеев, Рачковская, 1977) стали уделять внимание таким изменениям в почвенно-растительном покрове на предгорных территориях, которые вызваны перераспределением осадков горными хребтами. Ю. А. Ливеровский и Э. А. Корнблюм (1960), изучая почвенный покров подгорных равнин Западного Хингана, выделили гумидно-предгорную и аридно-теневую почвенные зоны. Эти зоны авторы рассматривали в рамках изменений, обусловленных влиянием гор наряду с высотно-поясными сменами. Горы обычно выполняют не только барьерную роль, задерживая осадки, увеличивая их количество на наветренных склонах гор и уменьшая на подветренных, но также способствуют усилению турбулентности воздуха и активизации атмосферных фронтов и тем самым увеличению количества осадков на подгорных равнинах (Алисов, 1969). Подобные климатические явления характерны не только вблизи крупных хребтов, но и сравнительно невысоких, таких как Сырдарьинский Каратау, Чу-Илийские горы и др. («Климат Казахстана», 1959).

Особенно существенным барьером для переноса западных влажных воздушных масс являются высокие горные цепи Заилийского Алатау. На подгорных равнинах этого хребта и Чу-Илийских гор выпадает значительно большее количество осадков, чем на равнинах, расположенных в этой же зональной полосе, но вне влияния гор. Если по периферии Чу-Илийских гор, как отмечалось выше, выпадает 269—276 мм осадков за год, то около западной оконечности оз. Балхаш (т. е. в 150 км к северу от горы Хантау) — в 3 раза меньше (92 мм). Такая значительная разница в количестве осадков, естественно, не может не отразиться на растительном покрове предгорных территорий.

Если сравнивать полынно-боялычевые (*Salsola arbusculiformis*, *Artemisia terrae-albae*) сообщества, приуроченные к серо-бурым почвам и широко распространенные на огромных территориях от гор Хантау до оз. Балхаш, то можно отметить, что ценозы вблизи озера отличаются от подобных, расположенных в 50 км севернее горы Хантау, полным отсутствием эфемероидных видов (*Carex pachystylis* и *Poa bulbosa*). Эти виды практически отсутствуют не только в сообществах на равнинах, но и на северных склонах мелкосопочников. Появление их в пустынных сообществах на равнинах свидетельствует о выпадении достаточного для их развития количества осадков.

В гумидно-предгорной зоне Чу-Илийских гор наиболее благоприятные условия для развития получает только синузия эфемероидов и эфемеров, так как для данной территории характерны максимум осадков весной и глубокий минимум летом. Некоторое увеличение количества выпадающих осадков в летний период, вызванное близостью гор, является недостаточным для более существенного изменения состава и структуры пустынных сообществ. Повышенное содержание в сообществах эфемеров и эфемероидов характерно для всех предгорий Средней Азии.

Таким образом, на равнинах к северу и северо-западу от Заилийского Алатау имеется гумидно-предгорная зона, границу которой можно провести по распространению *Carex pachystylis* и увеличению доли участия *Poa bulbosa* в пустынных полукустарничковых сообществах. У границы своего распространения эти виды участвуют в сообществах с обилием sol.-sp. и покрытием 1—2 %. При продвижении на юг и юго-восток, ближе к горам, без заметного подъема местности роль осоки и мятлика в растительном покрове постепенно увеличивается. На подгорных равнинах и мелкосопочниках Чу-Илийских гор они становятся обычными видами с обилием sp.—cop.$_1$ и покрытием каждого до 5 %. Граница этой зоны на севере проходит по линии пос. Аксуек—пос. Колшенгель и далее на восток и северо-восток параллельно основной оси Заилийского Алатау. На западе граница требует уточнения.

Зональное положение. Подножия Чу-Илийских гор находятся в подзоне средних (настоящих) пустынь на серо-бурых почвах. Растительность там представлена формациями туранских (*Salsola arbusculiformis*, *S. orientalis*) и северотуранских видов (*Artemisia terrae-albae*) (рис. 1, *A*, *1—4*). Кроме сообществ названных формаций, занимающих основные площади на равнинах, на небольших территориях встречаются сообщества с доминированием туранской полыни *Artemisia turanica*, терескена *Ceratoides ewersmanniana*, тасбиюргуна *Nanophyton erinaceum*, биюргуна *Anabasis salsa*, черного саксаула *Haloxylon aphyllum* и других видов. Сообщества белоземельной полыни *Artemisia terrae-albae*, кеурека *Salsola orientalis* и терескена в основном приурочены к слабозасоленным почвам легкого механического состава, сообщества черного саксаула — к песчаным линзам и такыровидным почвам. Ценозы боялыча связаны с выходом на поверхность коренных пород или участками с близким к поверхности залеганием коренной плиты. Сообщества туранской полыни тяготеют к суглинкам, нередко щебнистым, а тасбиюргунники и биюргунники — к засоленным суглинкам и глинистым почвам. В сухих руслах распространены гребенщиковые (*Tamarix ramosissima*) и курчавковые (*Atraphaxis virgata*) сообщества.

Высотная поясность. Впервые поясную структуру растительности Чу-Илийских гор описал Аболин (1929). В районе Чу-Илийских гор он показал 2 пояса: 1) пустынно-степной (ниже 700—900 м над ур. м.) и 2) сухостепной (700—1300 м над ур. м.). В более поздних геоботанических работах, в которых описывалась растительность региона (Блюменталь, 1937; Гамаюнова, Голоскоков, 1949; Фисюн, 1953), высотно-поясные категории выделяли только по гипсометрическим и геоморфологическим показателям без должного учета закономерностей растительного покрова.

При выделении высотных поясов в растительном покрове Чу-Илийских гор мы использовали весь набор сообществ. Особое внимание уделяли наиболее устойчивым ценозам заключительных стадий сукцессий, которые имеют климатически обусловленный состав жизненных форм господствующих и согосподствующих синузий.

Пояс представляет собой определенную высотную ступень с господством одного или закономерным чередованием нескольких типов растительности, приуроченных к местообитаниям с определенными эдафическими условиями. Пояс в своем вертикальном развитии не является достаточно однородным, и возможно его подразделение на структурные единицы более низкого порядка (Соколов С. Я., 1940; Станюкович, 1955; Гребенщиков, 1957; Родионов, 1976).

В Чу-Илийских горах в пределах высотных поясов выделены подпояса I и II порядков. Подпояса I порядка устанавливаются на основании состава классов ассоциаций определенных формаций, господствующих в данном подпоясе, а подпояса II порядка — групп ассоциаций тех же формаций. Установлены два пояса: пустынный и степной. Пустынный пояс представлен двумя подпоясами I порядка, степной — одним, в пределах которого выделены два подпояса II порядка.

В структуре вертикальных поясов Чу-Илийских гор, как показали наблюдения (Храмцов, 1983а), имеются некоторые специфические особенности. Например, при небольшом вертикальном диапазоне (250—400 м) пояса отличаются значительной горизонтальной протяженностью. Ширина их составляет 20—50 км

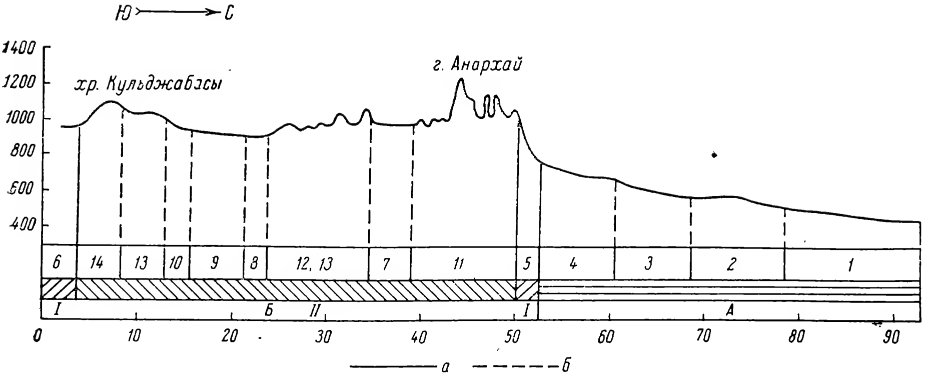


Рис. 1. Геоботанический профиль через Чу-Илийские горы (массивы Анархай, Кульджабасы).

А — растительность подгорных равнин. Полукустарниковые и полукустарничковые пустыни с эфемероидами на серо-бурых почвах: *1* — осоково-белоземельнополынно-кеурековые (*Salsola orientalis*, *Artemisia terrae-albae*, *Carex pachystylis*), эфемероидно-белоземельнополынно-терескеновые (*Ceratoides ewersmanniana*, *Artemisia terrae-albae*, *Carex pachystylis*); *2* — комплекс белоземельнополынно-боялычевых (*Salsola arbusculiformis*, *Artemisia terrae-albae*) с *Carex pachystylis* и биюргуновых (*Anabasis salsa*) сообществ; *3* — осоково-кеуреково-белоземельнополынные (*Artemisia terrae-albae*, *Salsola orientalis*, *Carex pachystylis*); *4* — эфемероидно-белоземельнополынные (*Artemisia terrae-albae*, *Carex pachystylis*, *Poa bulbosa*) с *Artemisia turanica*. *Б* — растительность низкогорий (*I* — пустынный пояс; подпояс полукустарничковых и полукустарниковых пустынь со злаками и эфемероидами на светлых сероземах: 5 — белоземельнополынные, белоземельнополынно-боялычевые (*Salsola arbusculiformis*, *Artemisia terrae-albae*) с участием *Stipa richterana*, *S. caucasica*, *Poa bulbosa*, *Spiraea hypericifolia*; *6* — эфемероидно-прутняково-сублессингиановополынные (*Artemisia sublessingiana*, *Kochia prostrata*, *Carex pachystylis*, *Poa bulbosa*) со *Stipa sareptana*; *II* — степной пояс; подпояс эфемероидно-полукустарничково-дерновиннозлаковых опустыненных степей на обыкновенных сероземах: *7* — эфемероидно-сублессингиановополынно-тырсиковые (*Stipa sareptana*, *Artemisia sublessingiana*, *Poa bulbosa*, *Carex pachystylis*); *8* — комплекс серополынно-ковылковых (*Stipa lessingiana*, *Artemisia semiarida*) и камфоросмовых (*Camphorosma lessingii*) сообществ; *9* — комплекс мятликово-ковыльных (*Stipa sareptana*, *S. lessingiana*, *S. caspia*, *Poa bulbosa*) и эфемероидно-серополынных (*Artemisia semiarida*, *Poa bulbosa*, *Catabrosella humilis*); *10* — мятликово-типчаково-сублессингиановополынные (*Artemisia sublessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Poa bulbosa*) с *Kochia prostrata*. Подпояс полукустарничково-дерновиннозлаковых опустыненных степей с синузией эфемероидов на горных светло-каштановых почвах: *11* — сублессингиановополынно-ковылково-типчаковые (*Festuca valesiaca*, *Stipa lessingiana*, *Artemisia sublessingiana*) с *Carex stenophylloides*, *Poa bulbosa*, *Spiraea hypericifolia*; петрофитноразнотравно-луковые (*Allium galanthum*, *Stipa caucasica*, *Artemisia juncea*, *Ferula dissecta*) с *Cerasus tianschanica*; *12* — полынно-типчаково-ковыльные (*Stipa sareptana*, *S. lessingiana*, *S. caucasica*, *Festuca valesiaca*, *Artemisia polysticha*) со *Spiraea hypericifolia*, *Poa bulbosa*, *Carex stenophylloides*; *13* — полынно-ковыльно-типчаковые (*Festuca valesiaca*, *Stipa lessingiana*, *S. kirghisorum*, *Artemisia scopiformis*) с *Eremurus ctistatus*, *Astragalus kurdaicus*, *Poa bulbosa*, *Carex pachystylis*; *14* — полынно-ковылково-типчаковые (*Festuca valesiaca*, *Stipa lessingiana*, *Artemisia polysticha*) со *Spiraea hypericifolia*, *Poa bulbosa*, *Eremurus cristatus*). *а* — границы поясов, *б* — границы растительных сообществ.

По оси ординат — высота, м над ур. м.; *по оси абсцисс* — расстояние, км.

(рис. 2, *А*). С другой стороны, поясность носит дизъюнктивный, прерывистый характер. Отдельные районы гор характеризуются неполной поясной колонкой, наблюдается выпадение некоторых подпоясов (рис. 2, *Б*). Это связано с орографией региона.

Состав и структура растительного покрова пустынного пояса. Пустынный пояс в Чу-Илийских горах расположен в диапазоне высот 600—900 м над ур. м. Растительность его представлена сообществами с доминированием туранских и северотуранских пустынных (*Salsola arbusculiformis*, *Artemisia terrae-albae*) и пустынно-степных (*Artemisia sublessingiana*, *A. semiarida*) полукустарничков и участием дерновинных злаков — *Stipa richteriana*, *S. hohenackeriana*, *S. caspia*, *S. sareptana*, *S. macroglossa*. Аналогичные типы сообществ этих же формаций характеризуют подзональную полосу северных пустынь. Таким образом, можно говорить о смене настоящих полукустарничковых пустынь на равнинах злаково-полукустарничковыми пустынями северного типа в предгорьях; распространение этих сообществ в предгорьях Чу-Илийских гор следует рассматривать как проявление вертикальной поясности.

Несмотря на небольшую высотную амплитуду пояса (250—300 м), наблюдаются отчетливые изменения состава и структуры растительных сообществ с высотой, а именно — значительное усиление фитоценотической роли дерновинных злаков, что позволяет выделить в пределах пустынного пояса более дробные категории на уровне подпоясов.

В Чу-Илийских горах в пустынном поясе выделены два подпояса I порядка: 1) полукустарничковых и полукустарниковых пустынь со злаками и эфемеро-

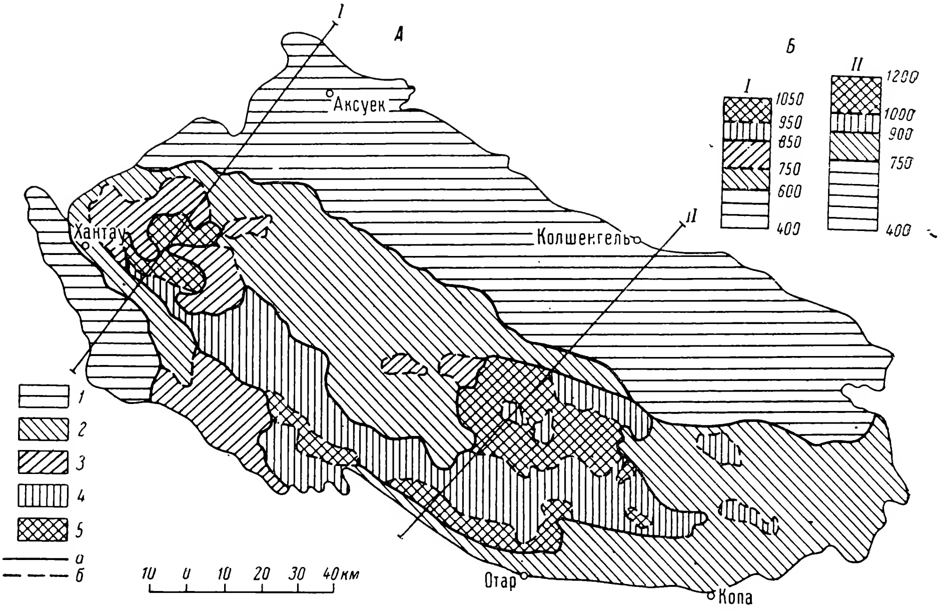


Рис. 2. Закономерности высотно-поясного распределения растительности Чу-Илийских гор.

А — карта высотных поясов Чу-Илийских гор. Пустынная растительность подгорных равнин: *1* — полукустарничковые и полукустарниковые с эфемероидами пустыни. Растительность низкогорий. Пустынный пояс: *2* — подпояс полукустарничковых и полукустарниковых со злаками и эфемероидами пустынь; *3* — подпояс эфемероидно-дерновиннозлаково-полукустарничковых и полукустарниковых пустынь. Степной пояс: *4* — подпояс эфемероидно-полукустарничково-дерновинно-злаковых опустыненных степей; *5* — подпояс полукустарничково-дерновиннозлаковых с синузией эфемероидов и гемиэфемероидов опустыненных степей. *а* — границы поясов, *б* — границы подпоясов; геоботанические профили: *I* — через низкогорье Хантау, *II* — через низкогорья Анархай и Кульджабасы; *Б* — колонки поясов Чу-Илийских гор.

идами на светлых сероземах (600—800, 950 м над ур. м.) (рис. 1, *Б*, *5*, *6*) и 2) эфемероидно-дерновиннозлаково-полукустарничковых и полукустарниковых пустынь на светлых сероземах (700—850, 900 м над ур. м.) (рис. 2, *Б*, *I*).

Нижний подпояс полукустарничковых и полукустарниковых пустынь со злаками и эфемероидами очень хорошо выражен и сплошной полосой охватывает предгорья и нижние части склонов Чу-Илийских гор. В основном это территории предгорных равнин и низких, реже высоких мелкосопочников. В этом подпоясе господствуют боялычевые (*Salsola arbusculiformis*), реже белоземельнополынные (*Artemisia terrae-albae*) и туранскополынные сообщества (*A. turanica*). На северных склонах мелкосопочника в сообществах боялыча принимают участие *Artemisia sublessingiana* и *A. semiarida*. Последняя с увеличением высоты становится обильнее и затем полностью замещает белоземельную полынь, образуя самостоятельные ценозы на равнинах и являясь содоминантом боялыча в сообществах высоких мелкосопочников. К востоку боялыч исчезает и господство переходит к полынным сообществам (*Artemisia semiarida*, *A. heptapotamica*, *A. sublessingiana*). Значительно большее распространение получают эфемероидно-прутняково-полынные (*Artemisia polysticha*, *Kochia prostrata*, *Carex pachystylis*, *Poa bulbosa*) ценозы. Для ценозов всего нижнего подпояса характерно присутствие пустынных злаков: *Stipa richteriana*, *S. caspia*, *S. hohenackeriana*, а также горно-степного вида ковыля *S. macroglossa* в западной части и пустынно-степного *S. sareptana* — в восточной. Растительный покров характеризуется бо́льшим обилием и разнообразием эфемероидов по сравнению с растительностью равнин.

Второй (верхний) подпояс пустынного пояса представлен эфемероидно-дерновиннозлаково-полукустарничковыми и полукустарниковыми сообществами и приурочен к высоким мелкосопочникам и высокоприподнятым равнинам. Диапазон его высот составляет 700—900 м над ур. м. Он характеризуется большой прерывистостью, чем отличается от нижележащего подпояса, образующего сплошную полосу. Наиболее цельно подпояс представлен в районе горы Хантау, где полукольцом окаймляет на значительных пространствах западные, северные и восточные склоны (рис. 2, *А*).

В центральных и восточных частях гор подпояс представлен фрагментарно — на наиболее высоких массивах и хребтах внутри горной системы, а также на внешних склонах низкогорий.

В верхнем подпоясе господствуют эфемероидно-ковыльно-полынные (*Artemisia semiarida*, *A. heptapotamica*, *Stipa richteriana*, *S. hohenackeriana*, *S. macroglossa*, *Carex pachystylis*, *Poa bulbosa*) и богатоэфемероидно-полынные (*Artemisia scopiformis*, *A. semiarida*, *Carex stenophylloides*, *Astragalus macronyx*, *A. kurdaicus*) сообщества со злаками *Stipa richteriana* и *S. sareptana*. Из эфемероидов обилен *Poa bulbosa*, а *Carex pachystylis* присутствует в небольшом обилии и в отдельных ценозах замещается *C. stenophylloides*. На юго-западных равнинах распространены ковыльные сообщества из пустынных ковылей *Stipa hohenackeriana* и *S. caspia*, в которых содоминирует крупнотравный гемиэфемероид *Cousinia triflora*, придающий растительному покрову своеобразный облик. В северо-западной части гор (массив Хантау) в высоких мелкосопочниках, сложенных гранитами, на северных склонах преобладают эфемероидно-крупноязычковоковыльно-полынно-боялычевые (*Salsola arbusculiformis*, *Artemisia semiarida*, *A. sublessingiana*, *Stipa macroglossa*, *Poa bulbosa*, *Carex pachystylis*) сообщества. Распространение ценозов с содоминированием, а иногда и доминированием турано-среднеазиатского вида *Stipa macroglossa* является специфической чертой растительности Чу-Илийских гор.

На южных склонах мелкосопочника верхний подпояс пустынного пояса представлен петрофитно-разнотравными сообществами с доминированием *Artemisia juncea*, *A. sublessingiana*, *Stipa caucasica*, *Ephedra intermedia*, *Seseli sessiliflorum*. Для этих ценозов типичны эндемичные и субэндемичные петрофильные виды *Tulipa regelii*, *T. greigii*, *Neuroloma longicarpum*, *Silene muslimii*, *Trichanthemis karataviensis*.

Для всех растительных сообществ пустынного пояса в мелкосопочниках характерно присутствие кустарников *Spiraea hypericifolia*, *Atraphaxis pyrifolia*, преимущественно на северных склонах и *Atraphaxis virgata*, *Cerasus tianschanica* — на южных. В логах обычны таволговые (*Spiraea hypericifolia*) заросли. В крупных саях (сухих руслах) распространены курчавковые (*Atraphaxis virgata*), рогозовые (*Typha angustifolia*), чингилевые (*Halimodendron halodendron*) и терескеновые (*Ceratoides ewersmanniana*) сообщества.

Состав и структура растительного покрова степного пояса. Степной пояс расположен в диапазоне высот 850—1300 м над ур. м. В Чу-Илийских горах он представлен одним подпоясом I порядка — эфемероидно-полукустарничково-дерновиннозлаковых опустыненных степей, что связано с небольшими абсолютными высотами гор.

Господствующими в этом подпоясе являются полынно-злаковые (*Stipa lessingiana*, *S. sareptana*, *S. kirghisorum*, *Festuca valesiaca*, *Artemisia sublessingiana*) сообщества. Характерны, но занимают небольшие площади заросли кустарников *Spiraea hypericifolia*, *Caragana balchaschensis* и ценозы с доминированием *Stipa capillata*, *Astragalus arbuscula*, *Elytrigia repens*. В массиве Анархай широко распространены петрофитные сообщества из *Allium galanthum* (Храмцов, 1983б). Для этого подпояса так же, как и для пустынного, характерно обилие эфемероидов и особенно гемиэфемероидов.

Принимая во внимание степень участия синузии эфемероидов в сообществах дерновинных злаков, в подпоясе опустыненных степей выделены два подпояса II порядка: 1) эфемероидно-полукустарничково-дерновиннозлаковых опустыненных степей на обыкновенных сероземах (850—950, 1000 м над ур. м.) (рис. 1, *Б*, *7—10*) и 2) полукустарничково-дерновиннозлаковых опустыненных степей с синузией эфемероидов на горных светло-каштановых почвах (900—1300 м над ур. м.) (рис. 1, *Б*, *11—14*).

Подпояс эфемероидно-полукустарничково-дерновиннозлаковых опустыненных степей (нижний) приурочен к высокоприподнятым равнинам и низкогорьям. На высокоприподнятых равнинах распространены богатоэфемероидно-полынно-ковыльные (*Stipa lessingiana*, *S. sareptana*, *S. kirghisorum*, *Artemisia semiarida*, *A. scopiformis*, *Poa bulbosa*, *Carex pachystylis*) сообщества. От подобных ценозов пустынного пояса их отличают присутствие степного вида типчака (*Festuca valesiaca*), доминирование степных и пустынно-степных ковылей *Stipa* *sareptana*, *S. kirghisorum*, *S. lessingiana* и особенно пышное развитие синузии эфемероидов. Обилие мятлика и осоки достигает в сообществах cop.$_1$—cop.$_3$, а проективное покрытие — 20—40 %. Для этого подпояса характерно и большее участие гемиэфемероидов — *Rindera tetraspis*, *Eremurus cristatus*. С поднятием местности над уровнем моря становится меньше эфемероидов, образующих дернину, и в верхнем подпоясе они почти исчезают. На смену эфемероидному виду *Carex pachystylis* приходит гемиэфемероидный *C. stenophylloides*, который выше уступает летневегетирующему *C. turkestanica*.

В восточной части гор на щебнистых высокоприподнятых равнинах распространены тырсиковые (*Stipa sareptana*) и киргизскоковыльные (*S. kirghisorum*) степи с участием *Artemisia sublessingiana* и *A. heptapotamica*. Для западной части гор характерны ковылковые (*Stipa lessingiana*) степи с *Cousinia triflora*. На высокоприподнятых равнинах в пределах этого подпояса растительность представлена комплексом эфемероидно-ковыльных и полынных сообществ.

Растительность низкогорий в этом подпоясе относится к петрофитным вариантам опустыненных степей. На северных склонах господствуют богатоэфемероидно-ковылково-полынные (*Artemisia semiarida*, *A. sublessingiana*, *Stipa lessingiana*, *Poa bulbosa*, *Cousinia triflora*) и эфемероидно-злаково-полынные (*Artemisia sublessingiana*, *Stipa sareptana*, *S. lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Poa bulbosa*, *Ferula dissecta*, *Eremurus cristatus*) со *Spiraea hypericifolia* сообщества; на южных — эфемероидно-петрофитноразнотравно-ковыльково-полынные (*Artemisia sublessingiana*, *S. caucasica*, *Schrenkia involucrata*, *Atraphaxis virgata*, *Cerasus tianschanica*, *Poa bulbosa*) и петрофитноразнотравные (*Artemisia juncea*, *Stipa caucasica*, *Seseli sessiliflorum*, *Ephedra intermedia*) ценозы.

Верхний подпояс степного пояса (выше 900 м) характеризуется преобладанием сообществ дерновинных злаков с доминированием *Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca* и участием *Stipa sareptana*, *S. kirghisorum*, *Artemisia sublessingiana*. Синузия эфемероидов, господствующая в верхнем подпоясе пустынного и нижнем подпоясе степного поясов, уступает место синузии гемиэфемероидов — *Eremurus cristatus*, *Ferula dissecta*, *F. tschuiliensis*, *Rindera tetraspis*, *Astragalus kurdaicus*, *Carex stenophylloides*.

В основном верхний подпояс приурочен к расчлененным низкогорьям и примыкающим к ним с севера высокоприподнятым равнинам. На равнинах господствуют полынно-ковылково-типчаковые и типчаково-полынно-ковылковые (*Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Artemisia scopiformis*, *A. semiarida*) степи. В низкогорьях (горы Хантау, Кульджабасы, Анархай) распространены петрофитные варианты степей с кустарниками (*Spiraea hypericifolia*, *Atraphaxis virgata*) и петрофилами (*Artemisia sublessingiana*, *Ephedra intermedia*, *Astragalus kronenburgii*, *Allium galanthum*, *A. barsczewskii*, *A. petraeum*, *Ephedra equisetina* и др.).

Для южных склонов низкогорий характерны разреженные ковыльково-прутняково-полынные (*Artemisia polysticha*, *A. sublessingiana*, *A. juncea*, *Kochia prostrata*, *Stipa caucasica*) с участием *Atraphaxis compacta*, *Ephedra intermedia*; петрофитноразнотравно-полынно-курчавковые (*Atraphaxis virgata*, *Artemisia juncea*, *A. sublessingiana*, *Piptatherum songaricum*, *Seseli sessiliflorum*) и петрофитноразнотравно-луковые (*Allium galanthum*, *Stipa caucasica*, *Artemisia juncea*, *Schrenkia involucrata*, *Ephedra intermedia*, *Cerasus tianschanica*) сообщества с участием таволги (*Spiraea hypericifolia*). На каменистых склонах встречаются эндемики и редкие виды — *Acantholimon titovii*, *Eremostachys czuiliensis*, *Neuroloma longicarpum*, *Silene alexandrae*, *Ferula tschuiliensis*, *Scorzonera chantavica*, *Astragalus schrenkianus*, *A. krasnovii*, *Allium karataviense*. Участие кустарников (иногда в большом обилии) в сообществах не только в логах на северных, но и на южных склонах является характерной особенностью степного пояса и отличает их от подобных ценозов пустынного пояса.

Таким образом, сравнение растительности разных поясов выявляет следующие закономерности: при движении снизу вверх происходит изменение в составе и структуре сообществ, в спектре жизненных форм господствующих и согосподствующих синузий. Полукустарниковые и полукустарничковые пустыни с участием пустынных злаков и эфемероидов сменяются эфемероидно-дерновиннозлаково-полукустарничковыми пустынями, на смену которым приходят эфемероидно-полукустарничково-дерновиннозлаковые опустыненные степи, где происходит замещение синузии эфемероидов синузией гемиэфемероидов.

Установленные закономерности растительного покрова Чу-Илийских гор положены в основу среднемасштабной карты растительности этой территории (Храмцов, 1985).

ЛИТЕРАТУРА

Аболин Р. И. Почвенно-ботаническая карта южной части Казакской АССР. М. 1 : 600 000. Ташкент: Изд-во САГУ, 1929. — *Аболин Р. И.* От пустынных степей Прибалхашья до снежных вершин Хантенгри. Л., 1930. 176 с. — *Агроклиматический* справочник по Алма-Атинской области. Л.: Гидрометеоиздат, 1961. 219 с. — *Агроклиматический* справочник по Джамбульской области. Л.: Гидрометеоиздат, 1961. 143 с. — *Алисов Б. П.* Климат СССР. М.: Высшая школа, 1969. 104 с. — *Блюменталь И. Х.* Геоботанический очерк западной оконечности Заилийского Алатау и Чу-Илийских гор. Л.: Изд-во ЛГУ, 1937. 126 с. — *Гамаюнова А. П.*, *Голоскоков В. П.* Материалы к флоре и растительности Чу-Илийских гор. — Изв. АН КазССР, сер. бот., 1949, № 4, с. 57—83. — *Геология* СССР. Южный Казахстан. Геологическое описание. М.: Недра, 1971, кн. 1. 534 с.; кн. 2. 286 с. — *Гребенщиков О. С.* Вертикальная поясность растительности в горах восточной части Западной Европы. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 6, с. 834—854. — *Евстифеев Ю. Г.*, *Рачковская Е. И.* О приуроченности *Allium polyrrhizum* Turcz. к почвенно-грунтовым условиям. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 5, с. 684—690. — *Карамышева З. В.* Карта растительности Монгольской Народной Республики. — В кн.: Геоботаническое картографирование 1981. Л.: Наука, 1981, с. 3—22. — *Карамышева З. В.*, *Банзрагч Д.* О некоторых ботанико-географических закономерностях Хангая в связи с его районированием. — В кн.: Растительный и животный мир Монголии, биологические ресурсы и природные условия МНР. Л.: Наука, 1977, с. 7—26. — *Климат* Казахстана. Л.: Гидрометеоиздат, 1959. 368 с. — *Ливеровский Ю. А.*, *Корнблюм Э. А.* Зональность почвенного покрова предгорных территорий. — Изв. АН СССР, сер. геогр., 1960, № 3, с. 34—41. — *Почвенная* карта Казахской ССР. М. 1 : 2 500 000 / Под ред. У. У. Успанова. М.: Изд-во ГУГК, 1975. — *Почвы* Казахской ССР, Джамбульская область. Алма-Ата: Наука, 1967, вып. 7. 366 с. — *Родионов Б. С.* О внутрипоясной дифференциации растительности северного макросклона центральной части Заилийского Алатау. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 2, с. 200—210. — *Соколов С. И.* О зональности почв и почвенных зонах Казахстана. — Почвоведение, 1959, № 9, с. 56—64. — *Соколов С. Я.* Принципы геоботанического районирования. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 3, Геоботаника. Л.: Изд-во АН СССР, 1940, вып. 4, с. 9—17. — *Станюкович К. В.* Основные типы поясности в горах СССР. — Изв. ВГО, 1955, т. 87, вып. 3, с. 232—243. — *Фисюн В. В.* Флора и растительность Чу-Илийских гор: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Алма-Ата, 1953. 8 с. — *Фридланд В. М.* К вопросу о факторах зональности. — Изв. АН СССР, сер. геогр., 1959, № 5, с. 29—37. — *Храмцов В. Н.* Закономерности растительного покрова Чу-Илийских гор. Тез. докл. конф. молодых ученых. Уфа: Изд-во БФ АН СССР, 1983а, с. 105. — *Храмцов В. Н.* Сообщества лука молочноцветного *Allium galanthum* (*Liliaceae*) в Чу-Илийских горах (Средняя Азия). — Бот. журн., 1983б, т. 68, № 3, с. 326—335. — *Храмцов В. Н.* Карта растительности Чу-Илийских гор и подгорных равнин. — В кн.: Геоботаническое картографирование 1985. Л.: Наука, 1985, с. 49—60.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 III 1986.

УДК 581.55 : 582.765.2 (575.4)

Бот. журн., т. 71, № 11

О. Г. Чертов, В. Д. Друзина

ИССЛЕДОВАНИЕ ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИХ ГРАНИЦ ПО ЭДАФИЧЕСКОМУ ГРАДИЕНТУ В ФИСТАШНИКАХ БАДХЫЗА

O. G. CHERTOV, V. D. DRUZINA. A STUDY OF COENOTIC BOUNDARIES ALONG AN EDAPHIC GRADIENT IN PISTACHIO'S WOODLANDS OF BADHYZ

В фисташниках Бадхыза между фитоценозами подкроновых пятен фисташки с более богатой и влажной почвой (доминирует *Hordeum distichon*) и межкроновых пространств (доминируют *Poa bulbosa*, *Carex pachystylis*) формируются мозаичные и дискретные границы, диффузные (континуальные) границы встречаются гораздо реже. У диффузных границ не наблюдается постепенного перехода одного сообщества в другое, а происходит их наложение в полосе окраинного уклонения.

Изучение структуры границ растительных сообществ не так часто привлекало внимание исследователей, несмотря на большое теоретическое значение этой проблемы. В нашей стране ей был посвящен ряд статей (Ниценко, 1948;

Василевич, 1967; Киселева и др., 1969; Александрова, 1971, и др.), и лишь работа А. А. Ниценко (1973) внесла обстоятельный вклад в исследование этого явления.

В то же время вопрос о фитоценотических границах представляет собой определенный интерес, поскольку в фитоценологии имеются две точки зрения: концепция растительного континуума на основе индивидуалистической гипотезы (Миркин, Розенберг, 1978, 1983; Миркин, 1984; Василевич, 1983) и классическая концепция растительных сообществ, организованных ценотическими отношениями в целостность (Сукачев, 1956; Шенников, 1964; Лавренко, 1964; Корчагин, 1968, 1976), которая в современный период трактуется как система (Норин, 1980), существующая в определенных рамках экологических условий. За пределами своей экологической амплитуды такая система существовать не может, и поэтому в пространстве она резко, дискретно отделена от соседних систем, если даже экологические амплитуды соседних систем перекрываются (Киселева и др., 1969; Разумовский, 1981).

В свое время Ниценко (1973) сделал заключение, что в природе нет ни абсолютной дискретности, ни однообразной непрерывности и встречаются следующие сочетания границ и условий среды (классы): 1) резкие границы при резкой смене условий; 2) резкие границы при постепенном изменении или одинаковых условиях; 3) постепенные границы при постепенном изменении или одинаковых условиях; 4) постепенные границы при резкой смене условий. Надо полагать, что, кроме первого очевидного случая, 3 остальных класса границ представляют собой интересные объекты эколого-фитоценологических исследований. В данной работе делается попытка анализа границ, относящихся ко 2-му и частично 3-му классам, по Ниценко.

Объектом исследований послужили фисташники Бадхыза, изучение которых само по себе имеет большое теоретическое и практическое значение («Стационарные исследования. . .», 1984а, б, в). Пуль-и-Хатумская фисташковая роща Бадхызского государственного заповедника расположена на юге Туркмении на холмогорье Бадхыз высотой 600—900 м над ур. м., климат которого характеризуется небольшим количеством осадков (250—300 мм в год), выпадающих только в период с октября по май, среднегодовыми температурами 14—16 °С, постоянно дующими ветрами. Почвы района — сероземы светлые, типичные и темные супесчаные (Дворникова и др., 1981а, б; Попова, 1982).

По существующим представлениям фисташники являются эфемерово-эфемероидными редколесьями, в которых формируется сложная мозаика микроценозов подкроновых пятен фисташки и межкроновых пространств (Попова, 1982; «Стационарные исследования. . .», 1984а). Имеется и другая точка зрения, в соответствии с ней фисташники — это демутационный комплекс двух ассоциаций ксеросерии Carex pachystylis → Pistacia vera+Hordeum spontaneum (Разумовский, 1981).

Подкроновое пятно фисташки начинает формироваться с 30-летнего возраста дерева: сначала это пятно с преобладанием мятлика *Poa bulbosa*, к 50-летнему возрасту образуется пятно с доминированием ячменя *Hordeum distichon*, которое остается практически без изменений до конца жизни дерева (Горелова, 1976). Пятна из ячменя наиболее распространены, хотя Е. Н. Попова (1982) выделяет всего 9 типов подкроновых пятен. Развитие эфемеровой растительности подкронового пятна происходит до начала распускания листьев фисташки, одновременно с вегетацией третьего эфемероидного яруса растительности межкронового пространства (Малышева, 1982), где доминируют *Poa bulbosa* и *Carex pachystylis*. Несмотря на то что фисташка является сильным эдификатором, нередко наблюдается неполное совпадение границ кроны дерева и подкронового пятна. Это дает основание для предположения о роли в смене группировок различий эдафических условий вблизи фисташки и в удалении от нее: под фисташкой формируется бугор высотой 5—20 см, где количество гумуса и влажность почвы значительно выше (Горелова, 1976; Дворникова и др., 1981а, б; Попова, 1982). Именно поэтому и был выбран этот сравнительно простой во флористическом и структурном отношениях объект для исследования характера границ.

Определение градиента эдафических условий производили при почвенных исследованиях по траншее от основания ствола фисташки в межкроновое про-

ТАБЛИЦА 1

Характеристика эдафического градиента по траншее от основания ствола фисташки в межкроновое пространство

	Расстояние от основания ствола фисташки, м													
	0	0.5	1.0	1.5	2.0	2.5	3.0	3.5	4.0 *	4.5	5.0	5.5	6.0	6.5
Мощность горизонтов, см														
Ветошь злаков	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5	1.0	1.0	0.5	0.5	0.5
A_0'	2.0	2.0	2.5	4.0	1.5	2.0	1.0	0.5	—	—	—	—	—	—
A_0'''	2.0	2.5	2.5	2.0	3.0	2.0	0.5	0.5	1.0	—	—	—	—	—
A_1	12	17	16	17	21	20	21	20	18	14	12	10	8	10
Глубина промачивания почвы 6 XII 1981, см	57	3	7	18	26	29	20	14	15	14	15	14	14	14
Вес A_0, кг/м²	Не определяли	5.31	Не определяли	3.60	Не определяли	2.30	Не определяли	1.24	Не определяли	0.10	Не определяли	0.11	Не определяли	0.15
Объемный вес A_1, г/см³	То же	1.03	То же	1.30	То же	1.23	То же	1.27	То же	1.30	То же	1.41	То же	1.53
C, %														
Ветошь и A_0'	» »	39.8	» »	40.3	» »	41.5	» »	43.2	» »	46.0	» »	31.9	» »	44.2
A_0'''	» »	10.2	» »	28.6	» »	28.0	» »	38.1	» »	—	» »	—	» »	—
A_1	» »	2.02	» »	1.09	» »	1.40	» »	1.65	» »	1.46	» »	1.18	» »	1.12
N, %														
Ветошь и A_0'	» »	1.18	» »	1.23	» »	1.43	» »	1.11	» »	1.24	» »	1.15	» »	1.43
A_0'''	» »	1.12	» »	1.12	» »	1.12	» »	1.15	» »	—	» »	—	» »	—
A_1	» »	0.16	» »	0.07	» »	0.18	» »	0.12	» »	0.11	» »	0.06	» »	0.07
C : N														
Ветошь и A_0'	» »	33.7	» »	32.8	» »	29.0	» »	38.9	» »	37.1	» »	34.0	» »	30.9
A_0'''	» »	9.1	» »	25.5	» »	25.0	» »	33.1	» »	—	» »	—	» »	—
A_1	» »	12.6	» »	15.6	» »	7.8	» »	13.8	» »	13.3	» »	19.7	» »	16.0

* Граница подкронового пятна. Прочерк означает отсутствие признака и его характеристики.

странство и в раскопах поперек границ, в которых определяли морфометрические параметры верхних горизонтов почв. Анализ границ выполняли с использованием методических приемов по Ниценко (1973): 1) визуально: а) с зарисовкой границ 35 деревьев, б) с учетом доли границ разных типов (в процентах) по результатам обследования 347 деревьев рандомизированной выборкой с фиксацией типов границ у каждого дерева на 1.5-метровом отрезке периметра подкронового пятна; 2) полуколичественно: а) на 50 трансектах длиной 1 м поперек границ с определением высоты растений, б) на двух раскопах 1×1.5 м с определением по 300 учетным площадкам 10×10 см числа побегов и высоты растений в дополнение к измерению мощности почвенных горизонтов.

Траншея длиной 6.5 м была выкопана под старой фисташкой (мужская особь) с диаметром ствола у комля 80 см и диаметром кроны 10—12 м. Раскопы закладывали так, чтобы исключить влияние различий освещенности и микроклиматических условий; раскоп 1 заложен с южной стороны старой фисташки (мужская особь) в выступающей за границу кроны части пятна, раскоп 2 сделан целиком под кроной старой фисташки (женская особь) по западной границе подкронового пятна.

Табл. 1 содержит результаты определения почвенных характеристик по траншее. Хорошо видны существенные различия в составе, мощности и запасах подстилки, мощности и объемном весе гумусового горизонта. Эти различия еще более четко прослеживаются по данным определения углерода гумуса и азота: под осокой и мятликом почва значительно беднее гумусом и азотом, что подчеркивается более широкими отношениями C : N. Сильнее под фисташкой и промачивание почвы, что связано не только с меньшей испаряемостью (Попова, Ганнибал, 1982), но и со значительной ролью в поступлении осадков конденсационной влаги, оседающей на кроне в осенне-зимний период. Весной 1984 г. под кронами трех деревьев влажность почвы на глубине 5—10 см составляла 21.9, 13.3 и 14.4 %, а на открытых участках рядом с деревьями — соответственно 17.7, 12.5 и 8.8 %. В целом под кронами формируется более богатая и влажная почва с модергумусным типом аккумуляции органического вещества, характерным для лесных почв. Под мятликом и осокой формируется мелкодерновый тип аккумуляции, обычный для сухостепных и полупустынных условий. При этом изменения всех характеристик трофности и влажности связаны с мощностью подстилки, и по этому горизонту можно определять протяженность эдафического градиента по траншее — она равна 1.5 м. По результатам измерения расстояния между площадками с самой тонкой и самой мощной подстилкой на раскопах этот градиент составляет 71±7.8 см на раскопе 1 и 64±4.8 см на раскопе 2.

Эти различия богатства и влажности подкроновых местообитаний ячменя и открытых осоки и мятлика безусловно играют важную экологическую роль. Действительно, статистическая обработка данных по раскопам позволила установить следующие зависимости высоты травостоя от мощности подстилки по состоянию на середину апреля 1984 г.

Раскоп 1: для *Hordeum distichon*, генеративные побеги

$$y = 17.50 + 2.55x\,(r = 0.57,\ \ n = 69);$$

для *Poa bulbosa*, длина листьев дерновинки

$$y = 13.01 + 0.43x\,(r = 0.48,\ \ n = 63);$$

для *Carex pachystylis*, длина листьев

$$y = 12.23 + 1.96x\,(r = 0.64,\ \ n = 95);$$

раскоп 2: для *Hordeum distichon*, генеративные побеги

$$y = 8.20 + 3.83x\,(r = 0.78,\ \ n = 103);$$

для *Poa bulbosa*, длина листьев дерновинки

$$y = 4.51 + 2.21x\,(r = 0.79,\ \ n = 81);$$

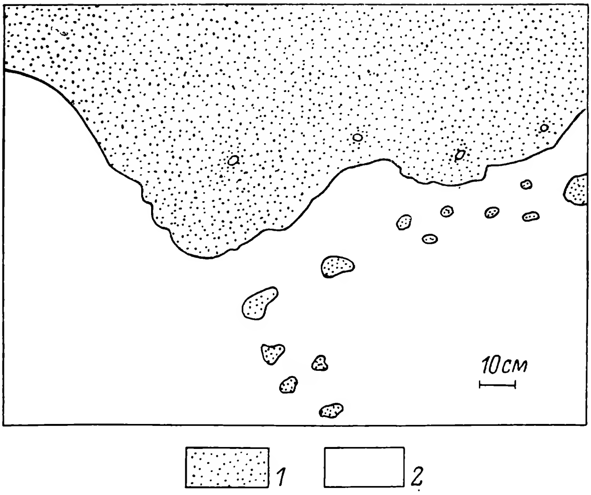


Рис. 1. Границы подкронового пятна фисташки.

1 — *Hordeum distichon*, 2 — *Poa bulbosa*+ *Carex pachystylis*.

для *P. bulbosa*, генеративные побеги

$$y = 20.45 + 2.42x\ (r = 0.73,\ n = 52);$$

для *Carex pachystylis*, длина листьев

$$y = 12.95 + 2.51x\ (r = 0.81,\ n = 58),$$

где y — высота побегов или длина листьев, см; x — мощность подстилки, см; r — коэффициент корреляции; n — число наблюдений. Все связи достоверны с вероятностью 0.999. Эти зависимости указывают на то, что почва подкроновых местообитаний оказывается более благоприятной не только для ячменя, но и для осоки с мятликом. И эти линии регрессии, представляющие собою левую ветвь кривых толерантности, на раскопе 1 у ячменя и осоки не пересекаются, а на раскопе 2 линии ячменя и осоки пересекаются при мощности подстилки 3 см, что позволяет сделать предположение о конкурентном преимуществе ячменя над осокой при мощности органического горизонта более 3 см.

По этому небольшому, но ясному градиенту эдафических условий визуально с расстояния более 5 м все границы выглядят дискретными, где растения соседних ценозов примыкают друг к другу, не смешиваясь. Однако при более близком рассмотрении с зарисовкой границ выявляется очень своеобразная картина: резко дискретными, линейными оказывается только часть границ. Большинство же границ можно отнести к мозаичным (мозаично-островным, по Ниценко), у которых вдоль основного дискретного контура расположены с двух сторон островки обоих фитоценозов (рис. 1). В целом прорисовка границ позволила выделить в изучаемых сообществах следующие их типы: дискретные, узкомозаичные (фрагменты фитоценозов расположены в 20-сантиметровой полосе по обе стороны от границы), широкомозаичные (фрагменты в полосе 20—50 см), диффузные (собственно континуальные), разомкнутые границы (дискретные и мозаичные, у которых между обоими фитоценозами расположена полоса голой подстилки). По детальной классификации Ниценко (1973), дискретные границы могут быть определены как сплошные изрезанные контрастные аспективные внезапные, мозаичные — как мелкоостровные контрастные аспективные внезапные, диффузные — как сплошные ровные среднеконтрастные диффузные с двусторонним окраинным уклонением, разомкнутые — как разделительно-полосные с «провалом» обилия видов.

Результаты обследования встречаемости границ разных типов (табл. 2) позволяют заключить, что дискретные границы чаще всего встречаются у старых деревьев, тогда как для молодых они не характерны — здесь абсолютно преобладают фисташки с несформировавшимся пятном, а также с мозаичными границами. На склонах число мозаичных, диффузных и разомкнутых границ выше, чем на плакорных местообитаниях. Кроме того, выявилось, что с южной стороны деревьев подстилка и пятно ячменя выходят из-под кроны, и границы пятна чаще всего широкомозаичные и диффузные, а с северной, западной и восточной сторон, напротив, граница пятна проходит по кроне и часто довольно глубоко под кроной и преобладают узкомозаичные и дискретные границы. Можно предположить, что различия характера границ в связи с особенностями рельефа и расположением по периметру подкронового пятна отражают роль ветрового и гравитационного переносов опада из-под деревьев в формировании эдафического градиента за кроной или внутри нее.

Структура различных границ была выявлена после статистической обработки данных трансектов и раскопов (рис. 2, табл. 3). На рис. 2 прослеживаются возрастание длины листьев осоки и мятлика и снижение высоты ячменя у дискретных и мозаичных границ. Узкомозаичные границы практически неотличимы от дискретных — по высоте ячменя и мятлика статистически доказанных различий между ними нет. Несколько выше здесь только длина листьев осоки. Напротив, широкомозаичные границы, по-видимому, формируются на более богатом эдафическом фоне, либо более теплом микроклиматическом — здесь заметно выше длина листьев и ячменя, и осоки с мятликом. Примечательно то, что у узко- и широкомозаичных границ имеется всегда соответственно 0.4±0.18 и 1.2±0.40 фрагмента фитоценоза Poa bulbosa+Carex pachystylis на расстоянии 10 см от границы в глубь подкронового пятна и 1.3±0.06 и 2.0±0.22 фрагмента подкронового пятна ячменя за его пределами на расстоянии 13±±1.6 и 29±4.0 см от границы. Иначе говоря, фрагменты фитоценоза Hordeum distichon играют бо́льшую роль в создании мозаичности, чем Poa bulbosa+Carex pachystylis.

Очень интересна структура диффузных границ: профиль высоты ячменя здесь абсолютно идентичен таковой у дискретных границ, а мятлик и осока в зоне смешения в 1.5—2 раза выше, чем в чистом фитоценозе. Замечательно то, что здесь нет постепенного изменения высот ячменя в связи с изменением эдафических условий до минимально возможных значений, которых можно ожидать на основе приведенных выше моделей: ячмень исчезает еще при достаточно благоприятных условиях задолго до достижения минимальных предельных значений роста. Это же можно сказать и о видах другого фитоценоза, которые, несмотря на лучший рост под пологом ячменя, исчезают столь же внезапно, хотя можно было ожидать, что при увеличении затенения под более высоким травостоем они должны были бы постепенно снижать свою высоту.

ТАБЛИЦА 2

Типы границ между подкроновым пятном фисташки и межкроновым пространством по результатам визуального обследования (числитель — число деревьев, знаменатель — процент)

Форма рельефа	Возраст деревьев	Тип границы					Фисташки с мертвопокровным пятном	Фисташки без пятна
		дискретные	узкомозаичные	широкомозаичные	диффузные (континуальные)	разомкнутые		
Долины, террасы, седловины	Молодые	2/0.6	16/4.6	3/0.9	—	—	16/4.6	—
	Старые	33/9.4	29/8.4	10/2.9	3/0.9	8/2.3	4/1.1	4/1.1
	Отмершие *	3/0.9	12/3,5	4/1.2	—	3/0.9	2/0.6	1/0.3
Склоны, вершины	Молодые	2/0.6	3/0.9	1/0.3	—	1/0.3	23/6.6	—
	Старые	23/6.6	41/11.8	14/3.8	4/1.1	28/8.0	11/3.2	16/4.6
	Отмершие *	1/0.3	12/3.5	7/2.0	3/0.9	3/0.9	—	1/0.3
Всего		64/18.4	113/32.7	39/11.2	10/2.9	43/12.4	56/16.1	22/6.3

* Чаще всего — пень с подкроновым пятном.

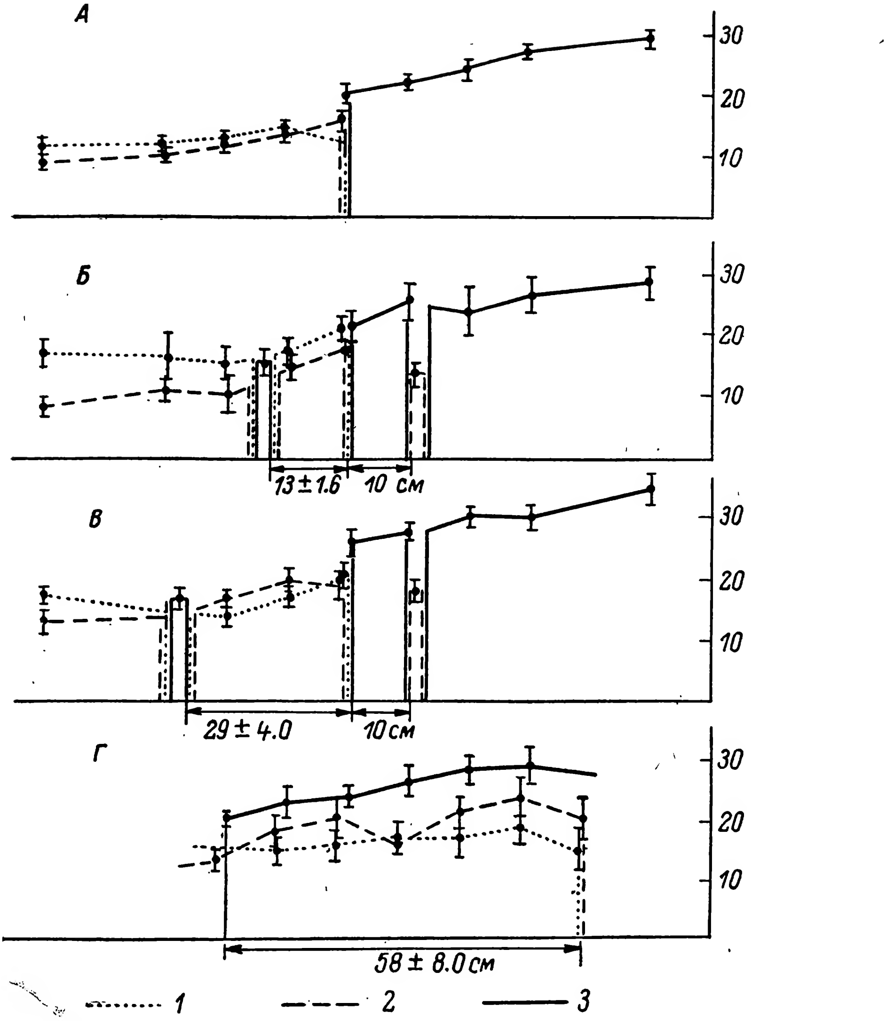


Рис. 2. Профиль высоты побегов по границам различных типов (середина апреля 1984 г.) (статистическое среднее и ошибка среднего).

1 — *Carex pachystylis*, листья; 2 — *Poa bulbosa*, дерновинка; 3 — *Hordeum distichon*, генеративные побеги. Типы границ: *А* — дискретные, *Б* — узкомозаичные, *В* — широкомозаичные, *Г* — диффузные. *По оси абсцисс* — длина листьев, см; *по оси ординат* — высота побега, см.

Детальная зарисовка границ на раскопах (рис. 3) в дополнение к полученным при визуальном изучении данным иллюстрирует сложность устройства дискретных и мозаичных границ и наличие не только мозаик, но и отдельных побегов осоки в подкроновом пятне вблизи границы, и наоборот, — отдельных растений ячменя в ценозе осоки и мятлика. Число их невелико (табл. 3), и на раскопе 1 с невысокой сомкнутостью травостоя ячменя отдельные побеги осоки встречаются на расстоянии 38±6.5 см от границы, на раскопе 2 с более высокой сомкнутостью — на расстоянии 8±5.3 см. Побеги ячменя встречаются в ценозе межкронового пространства на расстоянии 24±8.3 см на раскопе 1 и 21±3.8 см на раскопе 2.

Табл. 3 содержит данные по числу побегов растений на учетных площадках 10×10 см в изученных раскопах. Как видно, по границе имеется качественный скачок в числе растений ячменя, мятлика и осоки (лишь в раскопе 2 наблюдается более плавное снижение числа побегов осоки по границе). Как следует из этой таблицы, таким же скачком изменяется и надземная фитомасса.

На раскопе 1 смена фитоценозов происходит при мощности подстилки 1.9±0.30 см, а на раскопе 2 — при мощности 3.0±0.18 см, т. е. именно при той мощности, при которой пересекаются упоминаемые выше линии регрессии ячменя и осоки.

ТАБЛИЦА 3

Число побегов растений (среднее из 10 определений) и фитомасса (по одному ряду) по площадкам 10×10 см поперек границы

№ раскопа	Вид	№ площадки								
		4	3	2	1	0 (граничная площадка)	1	2	3	4
	Число побегов, экз/дм²									
1	*Hordeum distichon*	0	0	0	0	2.8±0.51	2.7±0.63	3.6±0.67	2.2±0.61	2.8±0.69
	Poa bulbosa *	3.5±0.95	1.8±0.63	1.0±0.39	0.7±0.56	(0.1)	0	0	0	0
	Carex pachystylis	4.9±1.17	5.1±1.13	2.8±0.96	1.8±0.53	1.2±0.46	0.7±0.42	0	0	0
2	*Hordeum distichon*	0	0	0	2.5±0.60	9.5±2.51	15.3±2.22	17.7±2.22	19.8±2.87	Не определяли
	Poa bulbosa *	3.2±0.39	3.2±0.39	3.0±0.54	3.0±0.42	1.4±0.27	1.2±0.30	0	0	То же
	Carex pachystylis	12.0±1.03	12.8±1.76	11.8±1.51	9.0±2.15	6.8±1.25	4.8±1.69	0	0	» »
	Фитомасса, г/дм²									
1	*Hordeum distichon*	0	0	0	0	0.23	0.55	0.92	0.46	1.10
	Poa bulbosa+*Carex pachystylis*	1.17	1.25	0.73	1.20	0.87	0	0	0	0
2	*Hordeum distichon*	0	0	0	0	0.22	1.68	2.55	1.71	1.62
	Poa bulbosa+*Carex pachystylis*	2.13	1.09	1.39	1.69	0.56	0.22	0	0	0

* Число обособленных дерновинок.

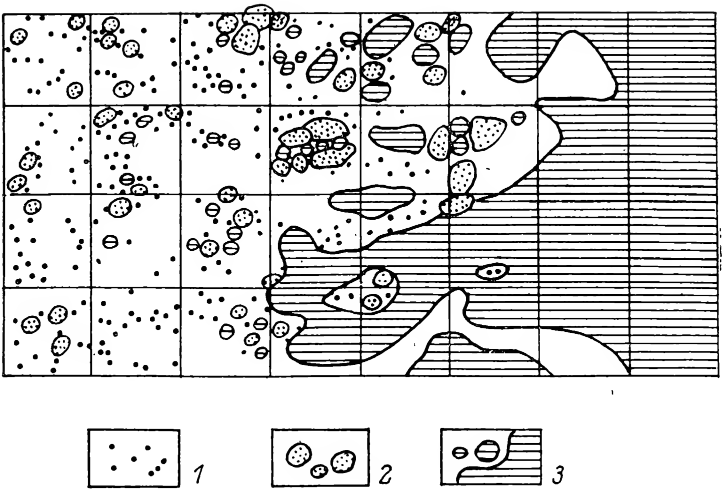


Рис. 3. Структура границы по раскопу 2.

1 — основание побегов *Carex pachystylis*; 2 — проекция основания дерновинок *Poa bulbosa*; 3 — *Hordeum distichon*, сомкнутый покров и отдельные растения. Размер сетки 10×10 см.

Таким образом, проведенный анализ границ по эдафическому градиенту позволяет заключить, что во всех их типах по границе наблюдается качественный скачок по высоте растений, числу побегов и фитомассе. Этот скачок хорошо прослеживается и у диффузных границ, и здесь мы наблюдаем не постепенную смену одного фитоценоза другим, а своеобразное явление наложения фитоценозов в полосе окраинного уклонения.

В соответствии со строгим определением фитоценотического континуума (Миркин, Розенберг, 1983 : 47—49) рассмотренные нами градиентные границы должны всегда быть диффузными с постепенным снижением участия (но без элиминирования) мятлика и осоки в глубь подкронового пятна, во всяком случае — с переходной зоной не меньше ширины эдафического градиента. К сожалению, в данном случае эти границы демонстрируют несоответствие теории континуума, поскольку даже у диффузных границ мы обнаруживаем внезапность смены видов с наложением двух дискретных контуров друг на друга в зоне, которая меньше протяженности эдафического градиента. Следует подчеркнуть, что здесь наблюдается явное противоречие между улучшением условий местообитания и ростом осоки и мятлика с их внезапным исчезновением на контакте с сомкнутым травостоем ячменя. Это ценотическое давление, по-видимому, связано не только с конкуренцией за ресурсы (в данном случае — за свет), и раскрытие его механизма представляет собой важную теоретическую задачу.

Связь приуроченности границ разных типов к особям фисташки разного возраста позволяет заключить, что дискретные границы, как правило, стабильны, мозаичные — подвижны (при увеличении площади подкронового пятна молодых деревьев), диффузные — это границы на переменном эдафическом градиенте южной части пятна по шлейфу опада за пределами кроны.

Проведенный анализ позволяет сделать заключение о характере фисташковых редколесий. По нашему мнению, это — комплекс двух самостоятельных фитоценозов, четко различающихся не только по ценотическим признакам, но и по эдафическим условиям. Вероятнее всего, это действительно демутационный комплекс двух ассоциаций ксеросерии Carex pachystylis+Poa bulbosa → Pistacia vera+Hordeum distichon, как предлагал С. М. Разумовский (1981) в сукцессионной схеме Туркестанского ботанико-географического района.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Опыт анализа структуры растительного покрова на границе фитоценозов пятнистой и бугорковой тундры в Западном Таймыре. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука, 1971, с. 185—197. — *Василевич В. И.* К методике анализа границ фитоценозов. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1967, т. 72, вып. 3, с. 85—93. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 247 с. — *Горелова Т. Г.* Формирование подкроновой травянистой растительности: Тез. докл. Всес. научн. конф. по комплексн. изучению и освоению пустынных территорий СССР. Секция 3. Ашхабад, 1976, с. 31—32. — *Дворникова Л. Л., Алексеенко Л. Н., Окунева Е. Ю., Рахимов Т. И.* Сероземы холмогорья Бадхыз и их генетические особенности (на примере урочища Кепеле). I. — Вестн. ЛГУ, сер. геол. геогр., вып. 3, 1981а, № 18, с. 62—70. — *Дворникова Л. Л., Алексеенко Л. Н., Окунева Е. Ю., Рахимов Т. И.* Сероземы холмогорья Бадхыз и их генетические особенности (на примере урочища Кепеле). II. — Вестн. ЛГУ, сер. геол. геогр., вып. 4, 1981б, № 24, с. 43—50. — *Киселева К. В., Разумовский С. М., Расницын А. П.* Границы растительных сообществ и динамика растительности. — Журн. общ. биол., 1969, т. 30, № 2, с. 123—131. — *Корчагин А. А.* Некоторые важнейшие современные задачи изучения растительных сообществ. — В кн.: Основные проблемы современной геоботаники. Л.: Наука, 1968, с. 15—27. — *Корчагин А. А.* Строение растительных сообществ. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 5. Л.: Наука, 1976 с. 5—320.— *Лавренко Е. М.* Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1964, № 1, с. 32—46. — *Малышева Г. С.* Динамика вертикальной структуры надземной части травостоя фисташниковых редколесий Бадхыза. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 2, с. 177—184. — *Миркцн Б. М.* Антропогенная динамика растительности. — В кн.: Итоги науки и техники. ВИНИТИ. Ботаника, 1984, т. 5, с. 139—232. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* Фитоценология: принципы и методы. М.: Наука, 1978. 212 с. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. 134 с. — *Ниценко А. А.* К вопросу о границе растительных ассоциаций в природе. — Бот. журн., 1948, т. 33, № 5, с. 487—495. — *Ниценко А. А.* Границы растительных ассоциаций и синузий в травяном покрове (морфология, причинная обусловленность и динамика). — Тр. Петергоф. биол. ин-та, 1973, № 22, с. 17—243. — *Норин Б. Н.* Растительное сообщество как система. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 4, с. 478—484. — *Попова Е. Н.* Особенности фитоклимата фисташников Бадхыза: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1982. 18 с. — *Попова Е. Н., Ганнибал Б. К.* Влияние *Pistacia vera* на распределение атмосферных осадков. — В: Проблемы освоения пустынь, 1982, № 2, с. 28—35. — *Разумовский С. М.* Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 232 с. — *Стационарные* исследования фисташников Бадхыза. Общие условия, флора, фенология, синузии криптогамов. — Бот. журн., 1984а, т. 69, № 6, с. 799—809. — *Стационарные* исследования фисташников Бадхыза. Грибы, микроорганизмы, рептилии. Фитоклимат, почвы и водный режим доминантов. — Бот. журн., 1984б, т. 69, № 7, с. 915—921. — *Стационарные* исследования фисташников Бадхыза. Динамика фитомассы. Общие итоги. — Бот. журн., 1984в, т. 69, № 9, с. 1212—1221. — *Сукачев В. Н.* О некоторых современных проблемах изучения растительного покрова. — Бот. журн., 1956, т. 41, № 4, с. 476—486. — *Шенников А. П.* Введение в геоботанику. Л.: ЛГУ, 1964. 447 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 I 1985.

УДК 553.97 :552.577 (474.2)
Бот. журн., т. 71, № 11

Э. К. Карофельд

О ВРЕМЕННÓЙ ДИНАМИКЕ ГРЯДОВО-МОЧАЖИННОГО КОМПЛЕКСА НА ВЕРХОВЫХ БОЛОТАХ ЭСТОНИИ

E. K. KAROFELD. ON THE TEMPORAL DYNAMICS OF THE HOLLOW-RIDGE COMPLEX DEVELOPMENT IN SOME PEAT BOGS OF ESTONIA

Приведены данные об устойчивости сообществ грядово-мочажинного комплекса на некоторых верховых болотах Эстонии. Изучены временнáя динамика развития грядово-мочажинного комплекса и взаимосвязь между возрастом и характерными особенностями мочажин.

Длительное существование верховых болотных экосистем свидетельствует о том, что они имеют высокую способность саморегулирования и благодаря этому сохраняют равновесие с изменяющимися условиями окружающей среды. Наблюдения болотоведов дают основания предполагать, что немалую важность в достижении автономности верховых болот имеют грядово-мочажинные комплексы (ГМК).

В связи с этим на динамику развития ГМК, которые представляют собой наиболее распространенный микрорельеф на верховых болотах, обращалось много внимания.

К. Е. Иванов (1975), разработав математически обоснованную теорию гидроморфологических зависимостей хода развития и динамики роста болотных

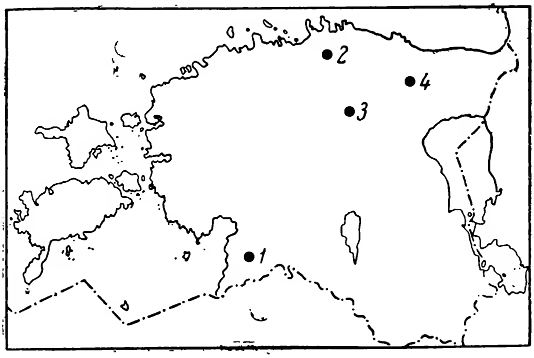


Рис. 1. Местоположения изученных верховых болот.

1 — Нигула, 2 — Лаукасоо, 3 — Мянникьярве, 4 — Сели.

экосистем, пришел к выводу, что устойчивость верховых болот в конечном итоге обеспечивается изменением соотношения площадей их составных частей. Этот вывод нашел подтверждения и в данных других авторов (Березина и др., 1974). Ю. А. Львов (1976; Боч, Фриш, 1978) выявил цикличность в развитии ГМК с ритмом около 1500 лет. Есть данные, что смещение гряд и мочажин является довольно обычным процессом (Березина и др., 1973; Лисс, Березина, 1974). В то же время, согласно другим болотоведам, смещение гряд и мочажин не наблюдается (Богдановская-Гиенэф, 1969; Иванов, Кузьмин, 1982).

В данной статье главное внимание обращено на малоизученный вопрос о временно́й динамике ГМК на примере некоторых верховых болот Эстонии.

Материал и методика

Полевые работы для детального исследования временно́й динамики ГМК проводили летом 1982—1984 гг. на верховых болотах Сели (290 га), Мянникьярве (320 га), Лаукасоо (1390 га) и Нигула (800 га) (рис. 1). На этих болотах были выбраны типичные ГМК, на которых проводили детальные исследования. Первые два изученных болота — это типичные верховые болота восточно-эстонского типа, а болото Нигула — представитель западно-эстонского типа верховых болот (Valk, 1974; Masing, 1982).

На верховом болоте Мянникьярве буровые скважины находились на одной линии, проходящей вдоль поперечной оси ГМК с интервалом 0.5—1.5 м, а на верховых болотах Сели и Лаукасоо были пробурены 4 скважины в разных частях ГМК на контактной полосе современных грядовых и мочажинных сообществ и по одной в центре мочажины.

Использовали бур типа «Инсторфа» с длиной колонки 50 и внутренним диаметром 7 см. С каждого выделенного слоя торфа (толщиной от 1 до 10 см) у отобранных образцов определяли степень разложения и ботанический состав. По видовому составу торфа на основе индикаторных видов растений выделяли сообщества, их экологические требования и место образования данного сообщества в ГМК.

На основе радиоуглеродных датировок, выполненных в Институте геологии АН ЭССР, и вычисленных возрастов по методу константного объемного веса (Илометс, 1980; Илометс и др., 1984) были определены возрасты всех слоев торфа.

Полевые работы для изучения взаимосвязей между возрастом и некоторыми характеристиками мочажин (глубина, площадь, форма и растительный покров) проводили на верховом болоте Нигула. В северной и южной частях западного массива на двух профилях шириной 40 и длиной 800 и 900 м соответственно были определены глубина, размеры и площадь всех мочажин на профиле. Поскольку на этих профилях заранее определены возрасты всех разных слоев торфа, то можно было указать приблизительный возраст мочажин по их глубине. В растительном покрове определяли относительное участие таких типичных мочажинных видов, как *Sphagnum balticum* (Russ.) C. Jensen., *S. fallax* Klinggr., *S. cuspidatum* Ehrh.

Результаты исследований

Динамика развития ГМК. На рис. 2, *А—В*, на которых изображены разрезы изученных ГМК, отчетливо видно, что стены мочажин нестрого вертикальные, а форма и площадь последних в ходе развития неоднократно

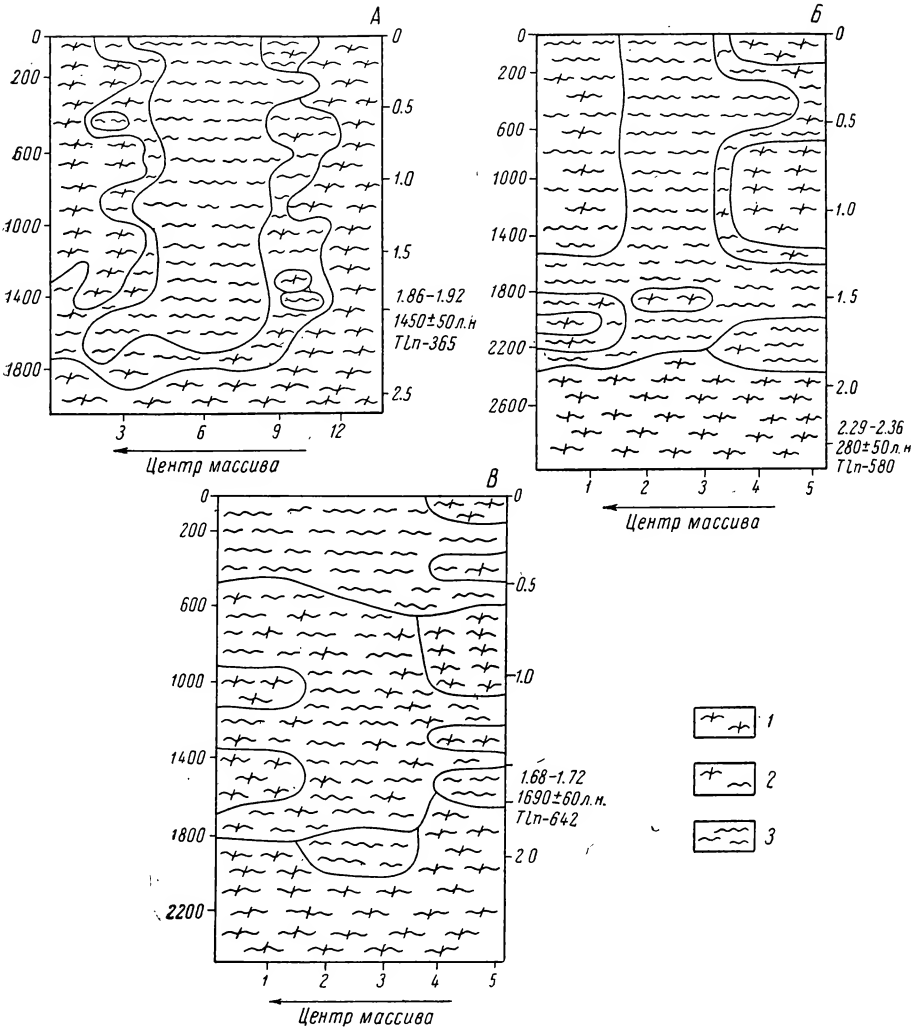


Рис. 2. **Поперечный разрез ГМК на верховых болотах.**

А — Мянникьярве, *Б* — Лаукасоо, *В* — Сели. *1* — грядовые, *2* — переходные, *3* — мочажинные сообщества. *Левая ось ординат* — время, л. н.; *правая ось ординат* — глубина, м; *ось абсцисс* — размеры ГМК, м.

изменялись. После образования ГМК площадь грядовых и мочажинных сообществ сначала увеличивается за счет сокращения площади фоновых, переходных сообществ, а в дальнейшем расширение мочажин происходит уже за счет гряд, и наоборот (Смирнов, 1983).

Исследованные нами мочажины образовались в разное время: на болоте Лаукасоо — 2300, на болоте Сели — 2000 л. н. Наиболее тщательно исследовано развитие ГМК на верховом болоте Мянникьярве, где изученная мочажина образовалась в двух очагах примерно 1600 л. н. на фоне сфагнового покрова с *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr. Грядовые сообщества сменились мочажинными довольно быстро — примерно за 150 лет.

В интервале 1600—1400 л. н. существовали благоприятные условия для гидрофильных видов растений. Доказательством чего можно считать увеличение площади мочажин в этот период на верховых болотах Мянникьярве и Лаукасоо. В последующие 400 лет, напротив, расширялись грядовые сообщества, что привело к зарастанию одного гидрофильного очага в изученном ГМК на болоте Мянникьярве. Следующее увеличение площади мочажин происходило около 600—400 л. н., когда за счет грядовых и переходных сообществ расширялись все изученные нами мочажины. Как видно на рис. 2, *А*—*В*, одновременно в одной части ГМК можно наблюдать наступление гряд на мочажины, а в другой части — мочажин на гряды. Такое явление, вероятно, вызвано локальными гидрологическими и экологическими условиями.

Скорость чередования грядовых и мочажинных сообществ, помимо других факторов, зависит и от направления смены. Оказалось, что смена грядовых сообществ мочажинными происходит медленнее, чем обратный процесс. Если мочажинные сообщества на изученных ГМК сменялись грядовыми примерно за 180 лет, то противоположный процесс занимал до 320 лет. Это вполне закономерно, поскольку грядовые сообщества имеют большие экологические амплитуды и могут существовать при разных экологических условиях.

На основе полученных нами данных можно заключить, что самыми устойчивыми в ГМК являются сообщества с *S. fuscum*, время непрерывного существования которых в среднем 140 л. Довольно устойчивыми являются также сообщества с преобладанием *S. cuspidatum* (около 120 л.). Менее устойчивые сообщества с *S. balticum*, *S. magellanicum* Brid. или *S. rubellum* Wils. — среднее время их существования составляет соответственно 95, 80 и 100 л. Причина в том, что три последних сообщества развиваются на переходной полосе между грядами и мочажинами, где экологические условия изменяются чаще всего. Приведенные выше данные об устойчивости растительных сообществ довольно хорошо совпадают с приведенными в литературе (Илометс, 1984).

В развитии ГМК можно выделить два разных варианта смены сообществ. Первые, более медленные, смены происходят через 200 л. и более. Но имелись и периоды, во время которых преобразование сообществ происходило очень быстро. Эти периоды вызваны изменением экологических условий и соотношений площади грядовых и мочажинных сообществ. Согласно М. А. Илометсу (1984), такие частые смены сообществ на верховых болотах Эстонии происходили 2400—2300, 2100—2000, 1600—1500, 900—500 и 200—50 л. н.

Взаимосвязь между возрастом, местоположением и развитием мочажин. Полевые исследования с целью изучения временной динамики мочажин проводили на северной и южной частях западного массива верхового болота Нигула.

На северном профиле (рис. 3, *А*) мочажины располагались в основном на расстоянии от 120 до 200 и от 300 до 550 м от восточного края массива. На западной части профиля хорошо выраженные мочажины не встречались. Всего на северном профиле были исследованы 32 мочажины, 10 из которых оказались первичными. На южном профиле были исследованы 39 мочажин, которые располагались равномерно на первых 600 м от западного края массива (рис. 3, *Б*). Первичные мочажины на этом профиле не имелись.

Определенную закономерность можно обнаружить в распределении черных илистых пятен без растительности на мочажинах, которые возникли на местах выделения метана и сероводорода. На первых 290 м от восточного края массива северного профиля такие пятна не были обнаружены ни на одной из 16 мочажин, а далее черные илистые пятна встречались на всех мочажинах. На первых 170 м южного профиля ни на одной из 12 мочажин метановые пятна не отмечались, а восточнее на всех 27 мочажинах, встречающихся на профиле, такие пятна имеются.

По данным К. Е. Иванова и Г. Ф. Кузьмина (1982), метан выходит на поверхность массива преимущественно там, где слой грядовых торфов наименьший. На местах выхода газов ухудшается рост грядовых видов сфагнума и появляются западинки, в которых развиваются гидрофильные виды растений, но при постоянном выделении газов они также гибнут. По нашим данным, распределение черных илистых пятен на мочажинах зависит от их местоположения на массиве и не связано с возрастом или глубиной мочажин. Такие пятна образуются на мочажинах чаще, чем на грядах, потому что в мочажинах метан и сероводород растворяются в воде и водные растворы влияют на рост растений больше, чем сами газы.

Большой интерес представляет вопрос о взаимосвязи между размерами и местоположением мочажин на массиве. Так, по Е. А. Романовой (1961), И. Д. Богдановской-Гиенэф (1969) и Т. К. Юрковской (1983), размеры мочажин постепенно увеличиваются от верхней части склона к нижней. Однако имеются сведения (Иванов, 1970; Березина и др., 1973), что однозначной зависимости

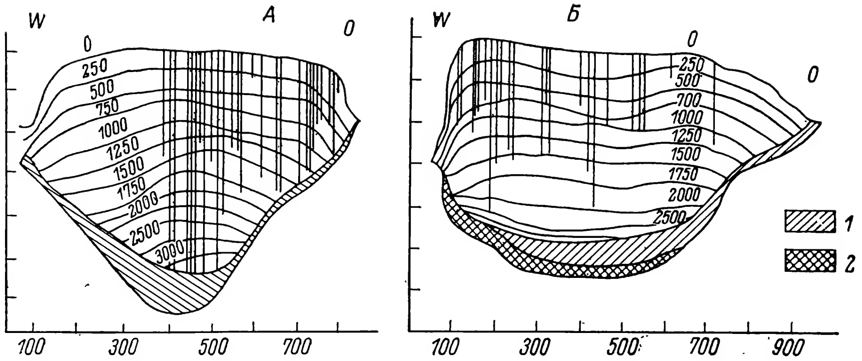


Рис. 3. Местоположения, глубина и приблизительный возраст мочажин на северном (*А*) и южном (*Б*) профилях верхового болота Нигула.

1 — осоковый низинный торф, *2* — сапропель. *Ось ординат* — глубина торфа, м; *ось абсцисс* — размеры массива, м; *изолинии* показывают возраст торфа, лет; *О* — восток, *W* — запад.

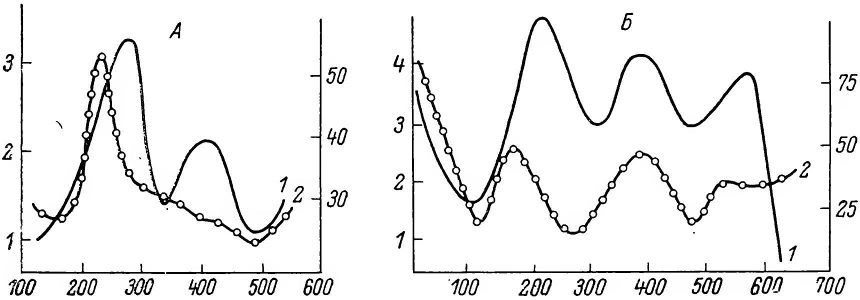


Рис. 4. Взаимосвязь между местоположением, площадью и формой (соотношение между длиной и шириной) мочажин на северном (*А*) и южном (*Б*) профилях верхового болота Нигула.

1 — площадь мочажин, м²; *2* — соотношение между длиной и шириной мочажин, м/м. *Левая ось ординат* — соотношение между длиной и шириной, м/м; *правая ось ординат* — площадь мочажин, м²; *ось абсцисс* — размеры массива, м.

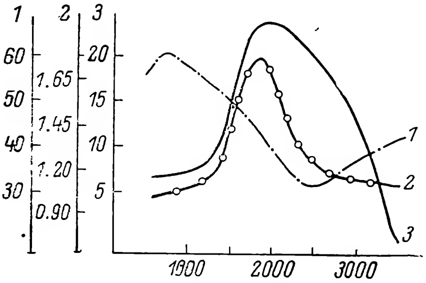


Рис. 5. Взаимосвязь между площадью, формой (соотношение между длиной и шириной), растительным покровом и возрастом мочажин на верховом болоте Нигула.

1 — соучастие гидрофильных сфагновых мхов в растительном покрове мочажин, %; *ось абсцисс* — возраст мочажин, лет; *2* — соотношение между длиной и шириной мочажин, м/м; *3* — площадь мочажин, м².

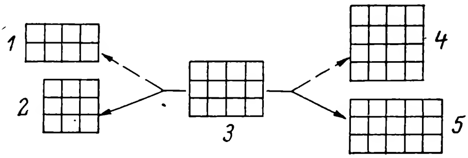


Рис. 6. Возможные (*штриховые стрелки*) и наиболее вероятные (*сплошные стрелки*) пути изменения площади и формы мочажин.

Д/ш, м/м и *S*, м²; *1* — 2 и 8; *2* — 1 и 9; *3* — 1.3 и 12; *4* — 1 и 16; *5* — 1.6 и 15.

между уклоном поверхности болотного массива и размерами гряд и мочажин нет.

На рис. 4, *А* показана взаимосвязь между местоположением, площадью и формой мочажин на северном, а на рис. 4, *Б* на южном профиле на верховом болоте Нигула. На северном профиле с удалением от центра массива увеличиваются площадь, а также соотношение между шириной и длиной мочажины. Максимальные величины этих параметров приходятся примерно на 250 м от края массива, после чего они уменьшаются до минимальных значений. На южном профиле площадь и форма мочажин меняются циклично. Как видно из рис. 4, *А*, *Б*, площадь и форма (соотношение между длиной и шириной) мочажин коррелируют между собой довольно тесно.

Для выявления динамических закономерностей в развитии мочажин мы делили их по времени своего образования на группы по 200 л. Выяснилось, что наибольшее число изученных мочажин на верховом болоте Нигула образовалось в интервалах 3300—3200 и 1600—1400 л. н. Следовательно, эти периоды можно считать благоприятными для развития гидрофильных видов растений и для образования мочажин.

Чтобы выяснить динамику развития мочажин в зависимости от их возраста, сначала были определены линейные корреляции между размерами и возрастом, площадью и возрастом, растительным покровом и возрастом мочажин. Оказалось, что линейные корреляции очень низкие (соответственно $r=-0.016$, $r=0.059$, $r=0.077$). Отсутствие линейной корреляции вполне закономерно, поскольку самые старые мочажины далеко не всегда имеют наибольшие площадь и глубину. Для обнаружения нелинейных корреляций был проведен дисперсионный анализ. При этом все мочажины мы разделили по их возрасту на 5 групп: до 1000, 1000—1500, 1500—2000, 2000—3000 и более 3000 лет.

Выяснилось, что между возрастом и изученными характеристиками мочажин существуют нелинейные корреляции, характер которых выражается синусоидальной кривой. Как видно из рис. 5, с повышением возраста мочажин их площадь постоянно увеличивается и достигает своего максимума в возрасте около 1800—2000 лет, а затем постепенно уменьшается. Следовательно, одинаковую площадь могут иметь мочажины в возрасте около 1500 и 3000 лет. Вероятно, площадь одной мочажины не меняется с такой большой амплитудой, а в определенные периоды образуются мочажины с большей или меньшей площадью. Любопытно, что площадь мочажин и роль гидрофильных видов растений в растительном покрове изменяются почти в противоположных направлениях — при повышении площади мочажин роль гидрофильных видов в растительном покрове уменьшается. По данным М. С. Боч и В. И. Василевича (1980), растительный покров более старых мочажин часто не отличается от растительности более молодых. Это действительно так, поскольку растительный покров мочажин меняется синусоидально и через определенное время повторяются те же стадии (см. рис. 5). Соотношение между шириной и длиной мочажин, т. е. их форма, также изменяется циклично в зависимости от их возраста.

Спорный вопрос в болотоведении — в каком направлении происходят уменьшение и расширение площади мочажин? Разные авторы дают на этот вопрос неодинаковые ответы. Площадь мочажин может изменяться как в сторону дистального, так и в сторону проксимального берега или вдоль продольной оси мочажины. Как видно из рис. 5, площадь и соотношение между длиной и шириной мочажин изменяются сходным образом, т. е. при увеличении площади мочажин увеличивается и соотношение между длиной и шириной, и наоборот. Следовательно, увеличение или уменьшение площади мочажины происходит в первую очередь не в сторону дистального или проксимального берега мочажин, а вдоль продольной оси (рис. 6). В этом направлении препятствия для расширения гидрофильных видов растений самые слабые, поскольку дистальный берег часто является крутым, а у проксимального берега содержание кислорода и питательных веществ в воде самое низкое в ГМК (Лоопманн, Пайдла, 1981; Огуреева, Лоопманн, 1983). Наши данные не согласуются с приведенными в литературе (Лисс, Березина, 1981, и др.), согласно которым чередование грядовых и мочажинных сообществ происходит в сторону проксимального берега мочажины и таким образом ГМК постоянно перемещается вверх по склону массива.

Обсуждение

Результаты исследований разных болотоведов, изучавших динамику временно́го развития верховых болот Эстонии, показывают, что чередование грядовых и мочажинных сообществ на верховых болотах происходило примерно одновременно и в одном направлении. Данные о разных верховых болотах Эстонии свидетельствуют о том, что благоприятные условия для развития мочажинных сообществ существовали 1600—1400, 1100—900 и 600—400 л. н. Основная часть изученных нами вторичных мочажин образовалась в интервале 1600—1400 л. н. Грядовые сообщества расширялись 1700—1500, около 1200 и 400—200 л. н.

Поскольку эти изменения на разных верховых болотах синхронные, можно предположить, что частично эти изменения являются результатом воздействия внешних факторов, которые оказывают одинаковое влияние на развитие большинства болот региона. Такими общими внешними факторами для целого региона могут быть долговременные изменения климатических условий, во время которых трансформировались и экологические условия. Это вполне закономерно, поскольку рост эдификаторов верховых болот — сфагновых мхов — в основном зависит от количества осадков и температуры (Илометс, 1981; Clymo, Hayword, 1982). Подтверждение факта о влиянии климата на развитие верховых болот можно найти у ряда авторов (Walker D., Walker P., 1961; Aaby, 1976; Frenzel, 1983).

С изменением условий внешней среды изменяются состав растительного покрова и соотношения гряд и мочажин в ГМК, но экосистема в целом сохраняет равновесие с условиями среды. При этом ГМК действует своеобразным компенсатором, который обеспечивает экосистеме верховых болот определенную автономность. В дальнейшем необходимо выяснить принцип и пределы работы такой саморегулирующейся системы.

В результате нашего исследования временно́го развития ГМК на верховых болотах Эстонии можно сделать следующие выводы: в ходе развития форма и площадь мочажин меняются неоднократно и имеют большую динамичность; мочажинные сообщества сменяются грядовыми примерно за 180, а противоположный процесс продолжается до 320 л; самыми устойчивыми на ГМК являются сообщества с *S. fuscum*, которые могут непрерывно существовать в среднем до 140 л.; образования пятен без растительности в мочажинах в связи с выделением метана и сероводорода зависит от местоположения мочажин на массиве; форма и площадь мочажин, по-видимому, взаимосвязаны; зависимость формы, площади и растительного покрова мочажин от их возраста не линейная, а имеет синусоидальный характер; чередование грядовых и мочажинных сообществ осуществляется преимущественно вдоль продольной оси мочажин, на разных верховых болотах Эстонии оно происходит примерно одновременно и, по-видимому, вызвано длительными климатическими изменениями.

Автор статьи благодарен М. А. Илометсу, который оказал большую помощь в полевых работах и обработке данных, а также Р. А. Раямяэ, под руководством которого определялся ^{14}C возраст слоев торфа.

ЛИТЕРАТУРА

Березина Н. А., *Куликова Г. Г.*, *Лисс О. Л.* О распределении и динамике гряд и мочажин в грядово-мочажинных комплексах западно-сибирских болот. — В кн.: Природные условия Западной Сибири. Вып. 4. М.: Изд-во МГУ, 1973, с. 90—103. — *Березина Н. А.*, *Куликова Г. Г.*, *Лисс О. Л. и др.* Типология, районирование и пути классификаций растительного покрова болот центральной части Западно-Сибирской низменности. — В кн.: Типы болот СССР и принципы их классификации. Л.: Наука, 1974, с. 174—181. — *Богдановская-Гиенэф И. Д.* Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа (на примере Полистово-Ловатской болотной системы). Л.: Наука, 1969. 185 с. — *Боч М. С.*, *Василевич В. И.* Состав и структура растительности грядово-мочажинного комплекса. — Экология, 1980, № 3, с. 22—32. — *Боч М. С.*, *Фриш В. А.* Происхождение грядово-мочажинного комплекса на болотах (симпозиум в Киришах, сентябрь 1977 г.). — Изв. ВГО, 1978, т. 110, вып. 2, с. 186—188. — *Иванов К. Е.* Некоторые вопросы исследования взаимосвязей растительных сообществ и гидрологического режима заболоченных земель. — В кн.: Гидролесомелиоративные исследования. Рига: Зинатне, 1970, с. 129—145. — *Иванов К. Е.* Водообмен в болотных ландшафтах. Л.: Гидрометеоиздат, 1975. 280 с. — *Иванов К. Е.*, *Кузьмин Г. Ф.* Строение торфяной залежи под грядово-мочажинными комплексами верховых болот. — Вестн. ЛГУ, 1982, № 12, геол., геогр., вып. 2, с. 70—81. — *Илометс М. А.* Об определении возраста слоев торфа на основе их объемного веса. — Изв. АН ЭССР, Геология, 1980, т. 29, № 3, с. 121. — *Илометс М. А.* Некоторые аспекты изучения динамики накопления торфа на верховых болотах Эстонии. — В кн.: Новые методы в геологии Эстонии. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1981, с. 20—35. — *Илометс М. А.* Устойчивость и цикличность развития верховых болотных экосистем. — В кн.: Хронология и формирование четвертичного покрова Эстонии. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1984, с. 17—37. — *Илометс М. А.*, *Ильвес Э. О.*, *Рая-*

мяэ Р. А. О пространственно-временной динамике прироста торфа на верховых болотах Эстонии. — Изв. АН ЭССР, Геология, 1984, т. 33, № 3—4, с. 158—164. — *Лисс О. Л., Березина Н. А.* Изучение природных условий Западной Сибири на кафедре геоботаники МГУ. — Вестн. Моск. ун-та, сер. биол. и почвовед., 1974, № 3, с. 120—122. — *Лисс О. Л., Березина Н. А.* Болота Западно-Сибирской равнины. М.: Изд-во МГУ, 1981. 205 с. — *Лоопманн А., Пайдла А.* О ландшафтно-экологических условиях в грядово-мочажинных комплексах выпуклых олиготрофных болот. — Изв. АН ЭССР, Биология, 1981, т. 30, № 1, с. 62—73. — *Львов Ю. А.* Характер и механизмы заболачивания территории Томской области. — В кн.: Теория и практика лесного болотоведения и гидролесомелиорации. Красноярск: Ин-т леса и древесины, 1976, с. 36—44. — *Огуреева Г. Н., Лоопманн А. А.* Структура и экологические особенности растительности болотных экосистем Среднего Приобья. — Вестн. ЛГУ, отд. геол. и геогр., 1983, № 12, геол., геогр., вып. 2, с. 75—82. — *Романова Е. А.* Геоботанические основы гидрологического изучения верховых болот. Л.: Гидрометеоиздат, 1961. 244 с. — *Смирнов И. П.* Развитие грядово-мочажинного комплекса на верховом болоте (на примере юго-западного Приладожья). — В кн.: Свойства и методы исследования торфяных и сапропелевых месторождений. Калинин: Изд-во Калинин. ун-та, 1983, с. 35—41. — *Юрковская Т. К.* Структура и динамика растительного покрова грядово-мочажинного комплекса некоторых типов болот. — В кн.: Структура растительности и ресурсы болот Карелии. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1983, с. 38—51. — *Aaby B.* Cyclic climatic variations in climate over the past 5.500 yr reflected in raised bogs. — Nature, 1976, vol. 263, N 5575, p. 281—284. — *Clymo R. S., Hayword P. M.* The ecology of *Sphagnum*. — In: Bryophyte Ecol. London; N. Y., 1982, p. 229—289. — *Frenzel B.* Mires — repositories of climatic information or self perpetuating ecosystems? — In: Ecosystems of the world. 4A, Mires: swamp, bog, fen and moor. General studies. Amsterdam; Oxford; N. Y.: Elsevier, 1983, p. 35—66. — *Masing V.* The plant cover of Estonian bogs. A structural analysis. — In: Peatland ecosystems. Tallinn, 1982, p. 50—93. — *Valk U.* Estonian peat-bogs and their types. — In: Estonian wetlands and their life. Tallinn, 1974, p. 139—160. — *Walker D., Walker P. M.* Stratigraphic evidence of vegetation in some Irish bogs. — J. Ecol., 1961, vol. 49, p. 169—185.

Институт геологии АН ЭССР,
Таллин.

Получено 30 XII 1985.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.26

З. И. Глезер

О ПОЛОЖЕНИИ РОДА *TRICERATIUM* S. STR. (*BACILLARIOPHYTA*) В СИСТЕМЕ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Z. I. GLESER. ON THE POSITION OF THE GENUS *TRICERATIUM* S. STR. (*BACILLARIOPHYTA*) IN THE DIATOM SYSTEM

Анализ особенностей строения панциря видов рода *Triceratium* s. str., сравнение его с представителями других семейств диатомовых водорослей позволили оставить его в сем. *Triceratiaceae*, уточненная характеристика которого приводится.

В системе F. Schütt (1896)—F. Hustedt (1930) род *Triceratium* Ehr. s. l. вместе с другими родами (*Bellerochea* V. H., *Ditylum* Bail., *Lithodesmium* Ehr., *Enthogonia* Grev., *Tribrachia* A. Mann), имеющими преимущественно призматический панцирь с треугольными створками, с выпуклостями на углах, был включен в особую группу *Triceratiinae* (*Triceratieae*) Schütt сем. *Biddulphiaceae* D. T. В настоящее время в связи с разработкой новой морфологии диатомей и выработкой новых критериев и принципов систематики существенно изменились взгляды на положение этих родов в системе диатомовых водорослей, а также на объем рода *Triceratium*. В статье автора (Глезер, 1975) подробно изложена история изучения рода *Triceratium* s. l., подтверждено мнение I. Hendey (1964) об его гетерогенном характере и предложено разделить этот род на 5 самостоятельных родов, имеющих четкую морфологическую характеристику, свою историю развития, особое положение в системе диатомей. Так, роды *Pseudotriceratium* Grun. и *Trigonium* Cl. отнесены к пор. *Coscinodiscales*, роды *Amphitetras* Ehr. и *Sheshukovia* Gles. — к пор. *Biddulphiales*, систематическое же положение рода *Triceratium* осталось неясным (Глезер, 1981).

R. Ross и P. Sims (1973) и R. Simonsen (1979) поместили род *Triceratium* в сем. *Eupodiscaceae* Kütz., так как на вершинах его выпуклостей при электронно-микроскопическом изучении были обнаружены глазки.

Однако анализ исторического развития диатомовых водорослей и становления в процессе эволюции отдельных элементов панциря дает возможность предположить, что ряд признаков, в том числе и глазки, могли неоднократно возникать в процессе эволюции в различных филумах (Глезер, 1983). Глазки как приспособление для соединения клеток в колонии или прикрепления их к субстрату появились независимо в семействах *Biddulphiaceae* Kütz. (*Odontella* Ag.) и *Eupodiscaceae* (*Eupodiscus* Ehr.), и они характерны также для представителей сем. *Auliscaceae* Hendey (*Auliscus* Ehr., *Rattrayella* D. T., *Craspedoporus* Grev., *Glyphodiscus* Grev.).

От всех этих родов род *Triceratium* s. str. очень резко отличается строением ареол и положением двугубых выростов. Эти признаки, по-видимому, непосредственно связанные с обменом веществ клетки с окружающей средой, имеют, несомненно, большое таксономическое значение (Глезер, 1983; Николаев, 1984).

Существующие материалы по электронной микроскопии современного *Triceratium favus* Ehr. (Ross, Sims, 1971; Miller, Collier, 1978) и эоценового вымершего *T. unguiculatum* Grev. (данные В. А. Николаева, любезно предоставленные автору) позволяют трактовать ареолы у видов этого рода как локулярные с велумом на внутренней и фораменом на внешней сторонах створки. У *T. favus* двугубые выросты образуют ряд по краю створки, который можно рассматривать как модифицированное кольцо краевых двугубых выростов, у *T. unguiculatum* аналогичные двугубые выросты Николаев обнаружил у основания выпуклостей. Подобная ультраструктура характерна для сем. *Pyxidiculaceae* Nikolaev (1984). Однако рассматривать род *Triceratium* в составе этого семейства нельзя, так как оно объединяет формы с простыми шаровидными или эллипсоидными панцирями, не имеющими специальных морфологических элементов для образования колоний, функцию соединения клеток в колонии у них несут двугубые выросты. Возможно, что среди древних представителей сем. *Pyxidiculaceae* могут быть предковые формы рода *Triceratium*, от которых он унаследовал характер ультраструктуры. В процессе же эволюции у рода *Triceratium* выработался более сложный призматический панцирь со специальными приспособлениями для соединения клеток в колонии или для прикрепления их к субстрату в виде глазков, находящихся на вершинах выпуклостей. В отличие от представителей сем. *Pyxidiculaceae*, ведущих планктонный образ жизни, виды рода *Triceratium* освоили новую экологическую нишу — литоральную зону моря.

Таким образом, все вышесказанное дает возможность рассматривать род *Triceratium* s. str. в составе самостоятельного монотипного сем. *Triceratiaceae* и предполагать его близкое родство с сем. *Pyxidiculaceae*.

Ниже приводится уточненное описание этого семейства.

Отдел *Bacillariophyta*

Класс *Centrophyceae*

Порядок *Pyxidiculales* Nikolaev

Семейство *Triceratiaceae* (Schütt) Gles. stat. et comb. nov. — Fam. *Biddulphiaceae* D. T., subfam. *Biddulphioideae — Biddulphieae — Triceratiinae* Schütt, 1896, S. 89.

Тип семейства: *Triceratium* Ehr. s. str.

Клетки соединяются в колонии при помощи слизистых тяжей, расположенных между вершинами выпуклостей соседних клеток. Панцири призматические, с треугольными или многоугольными створками, с выпуклостями на углах, иногда с поясковыми ободками. Структура поверхности створок, поясковых ободков и выпуклостей различная. На лицевой поверхности створки сплошная сеть из ареол в более или менее прямых рядах, параллельных краям створки, ареолы локулярные с велумом на внутренней и фораменом на внешней сторонах. Велум типа крибрум, сплошной или прерванный по периметру шестиугольных ареол. Поры крибрума иногда прикрыты колпачками в виде фасеток со щелями в основании. У некоторых видов по краю створки имеется канал (описанный в световом микроскопе как крыло), структура его внутренней стенки аналогична структуре лицевой поверхности створки, на наружной стороне — беспорядочно расположенные щели и мелкие круглые поры. Выпуклости на углах цилиндрические или в виде усеченного конуса с глазком на вершине, их боковая поверхность бесструктурная или покрыта мелкими шипиками. Иногда у основания выпуклостей — грубые полые шипы, представляющие собой наружные трубки двугубых выростов, открывающихся внутрь створки щелью, у некоторых видов по краю створки ряд аналогичных двугубых выростов. Структура поясковых ободков из шаровидных камер, открывающихся внутрь и наружу каналами, а также из круглых или щелевидных пор.

От других семейств порядка *Pyxidiculales* представители сем. *Triceratiaceae* отличаются формой панциря и створок, наличием выпуклостей с глазками на вершинах, поясковых ободков, дифференцированной структурой на разных частях панциря; включает один морской род, состоящий из двух вымерших видов, известных с эоцена, и современных видов, обитающих в литоральной зоне моря.

ЛИТЕРАТУРА

Глезер З. И.. К ревизии рода *Triceratium* Ehr. sensu Hustedt, 1930 (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1975, т. 60, № 9, с. 1304—1310. — *Глезер З. И.* К разработке новой классификации диатомовых водорослей: Тез. к докл. на II Всес. палеоальгол. совещ. Киев, 1981, с. 108—110. — *Глезер З. И.* Таксономическая значимость признаков у диатомовых водорослей в свете разработки новой классификации *Bacillariophyta*. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 8, с. 993—1001. — *Николаев В. А.* О значении строения ареол для таксономии диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 8, с. 1040—1046. — *Hendey N. I.* An introductory account of the smaller algae of British Coastal Waters. Part V. *Bacyllariophyceae* (Diatom). Ministry of Agriculture, Fisheries and Food Fisheries Investigations. Ser. IV. London, 1964. 317 p. — *Hustedt F.* Die Kieselalgen.— In: Rabenhost's Kryptogamen Flora von Deutschland, Österreichs und der Schweiz. Bd 7, 1930, S. 1—925. — *Miller W.*, *Collier A.* Ultrastructure of the frustule of *Triceratium favus* (*Bacillariophyceae*). — J. Phycol., 1978, vol. 14, N 1, p. 36—62. — *Ross R.*. *Sims P. A.* Generic limits in the *Biddulphiaceae* as indicated by the scanning electron microscope. — In: *Heywood V. H.* Scanning electron microscopy, systematic and evolutionary applications. London; New-York: Acad. Press, 1971, p. 155—177. — *Ross R.*, *Sims P. A.* Observation on family and generic limits in the *Centrales*. — Beih. Nova Hedw., 1973, Hf. 45, p. 97—132. — *Schütt F.* *Bacillariales* (*Diatomeae*). — In: *Engler A.*, *Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1896, Teil. 1, Abt. 1b, S. 31—153. — *Simonsen R.* The diatom system: ideas on phylogeny. — Bacillaria, 1979, N 2, p. 9—71.

Всесоюзный научно-исследовательский
геологический институт,
Ленинград.

Поступило 13 I 1986.

УДК 582.26

Бот. журн., т. 71, № 11

И. В. Макарова, Н. И. Ахметова

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ И ТАКСОНОМИИ *AMPHORA VENETA* (*BACILLARIOPHYTA*)

I. V. MAKAROVA, N. I. AKHMETOVA. THE NEW DATA ON THE MORPHOLOGY AND TAXONOMY OF *AMPHORA VENETA* (*BACILLARIOPHYTA*)

Результаты изучения створок и панциря *Amphora veneta* var. *veneta* и var. *subcapitata* в световом и сканирующем электронном микроскопах позволили существенно дополнить диагнозы этих таксонов и уточнить характер внутривидового полиморфизма этого вида.

Amphora veneta Kütz. — вид, описанный в прошлом столетии из водоемов Венеции (Kützing, 1844), широко распространен в пресных и солоноватых водоемах Советского Союза, Западной Европы, Америки, Южной и Юго-Западной Африки. Длительное время в литературе отсутствовали четкое и полное описание, а также удовлетворительное изображение этого вида, за исключением нескольких удачных графических рисунков, приведенных в работах В. М. Обуховой (1961, рис. 22) и R. Patrick и C. Reimer (1975, tab. 14, 2, 3), на которых изображены основные признаки панциря и створок.

Располагая обширным оригинальным материалом, F. Schoeman и R. Archibald (1978 : 18, 19, fig. 1—38) изучили этот вид достаточно полно при помощи светового (СМ), трансмиссионного и сканирующего электронных микроскопов (ТЭМ, СЭМ). В их распоряжении были собственный материал, взятый из водоемов Южной Африки, а также коллекции F. Kützing (1849) и препараты H. van Heurck со створками *A. veneta*. Это позволило авторам дать наиболее обстоятельное описание этого вида и прекрасно проиллюстрировать его.

Из оз. Иссык-Куль И. А. Киселев (1932) описал разновидность *A. veneta* var. *subcapitata* I. Kiss., которая отличается от типовой разновидности, не обнаруженной в Иссык-Куле, формой створок с более выпуклой их спинной стороной, головчатыми концами, размерами центрального поля, сближенными центральными порами шва и числом штрихов в 10 мкм.

Позднее F. Hustedt (1959) в соленых озерах Австрии обнаружил две разновидности *A. veneta* var. *veneta* и var. *subcapitata*. При этом он обратил внимание, что размеры створок у var. *subcapitata* превосходят размеры створок типовой разновидности. Переходов между этими разновидностями, часто обитающими рядом, он не обнаружил. Все это послужило основанием для выделения var. *subcapitata* в самостоятельный вид *A. subcapitata* (I. Kiss.) Hust.

В недавнее время из отложений озера в Шотландии была описана новая разновидность *A. veneta* var. *capitata* (Haworth, 1974), отличительными признаками которой от типовой разновидности являются удлиненная форма створок и оттянутые головчатые концы. Сравнение с *A. veneta* var. *subcapitata* автор не приводит. Schoeman и Archibald (1978 : 27) отметили еще один признак, отличающий var. *capitata* от var. *veneta*, — отсутствие у первой на спинной стороне загнутости конечных щелей шва в обратном направлении, т. е. огибание осевой складки (см. Караева и др., 1984) у концов створки, что характерно для типовой разновидности. Это убедило их в самостоятельности нового таксона.

Кроме того, Schoeman и Archibald (1978) выделили еще одну, четвертую, разновидность этого вида — var. *costata*. Она характеризуется продольным выступающим ребром, разграничивающим две зоны на спинной стороне створки.

Обширные материалы по бентосу Восточного Балхаша, полученные в течение 1982—1984 гг., позволили нам детально изучить морфологию панциря и створок двух разновидностей *A. veneta* var. *veneta* и var. *subcapitata* и выявить новые детали структуры. Микрофотографирование при помощи сканирующего электронного микроскопа JSM-35C выполнила Л. А. Карцева, за что авторы выражают ей признательность.

Тщательное изучение наружной и внутренней поверхностей створок, особенно у var. *subcapitata*, дало нам дополнительную информацию о структуре наружной поверхности осевой складки, снабженной выемками, занимающими пространство между центральными порами шва, а также и центральной части брюшной половины створки. Благодаря вращению столика микроскопа и изменению углов наклона удалось определить ребровидные утолщения на внутренней поверхности в центральной части спинной стороны створки, которые создают видимость разреженности штрихов в середине створки.

Кроме того, в этом же материале мы обнаружили экземпляры, имеющие створки, отличающиеся от створок всех вышеназванных разновидностей, что дало возможность выделить их в самостоятельный внутривидовой таксон, описание которого будет дано в следующей публикации.

Ниже приводятся подробные диагнозы двух разновидностей, широко представленных в Восточном Балхаше.

Amphora veneta Kütz. var *veneta*

Kützing, 1844 : 108, tab. 3, fig. 25. — *A. gouwsii* Cholnoky, 1953 : 352, fig. 1.

Панцирь со спинной стороны пояска эллипсоидный, с многочисленными соединительными ободками, с неоттянутыми или слабо оттянутыми концами, с брюшной стороны линейно-эллиптический. Створки плоские, полуэллиптические, 11.7—42.5 мкм дл., 35—102 мкм шир.; спинная сторона их равномерно выпуклая, широкая; брюшная сторона прямая, немного выпуклая или вогнутая, узкая; концы слабо оттянутые, тупо закругленные, загнутые на брюшную сторону, иногда слегка оттянуты на спинную сторону (табл. I, *1—3*). Щели шва почти прямые или слегка изогнутые, обычно с удаленными центральными порами, едва или отчетливо загнутыми на спинную сторону. Центральное поле не расширено на спинную сторону, но иногда немного расширено на брюшную сторону (табл. I, *3*). Поперечные штрихи слегка радиальные, на спинной стороне состоят из ареол, имеющих вытянутые или округло-квадратные неодинаковых размеров форамены, в средней части створки штрихи разреженные, 19—22 штриха, у конца гуще, 23—28 в 10 мкм; на брюшной стороне штрихи короткие, состоящие из 1—2 ареол, 21—22 штриха в 10 мкм. Штрихи доходят до конца осевой складки, концы створок гиалиновые. Осевая складка узкая, бесструктурная, непрерывная у центрального узелка, у концов створки закругленная, концы шва огибают ее, загибаясь на спинную сторону (табл. I, *3*). На внутренней поверхности шов прямой в виде узкой щели, сопровождающейся слаборазвитыми осевыми ребрами. Центральный узелок в виде небольшого языковидного выступа между центральными окончаниями двух ветвей шва.

В Восточном Балхаше встречается по всей акватории, в обрастаниях и бентосе, летом и осенью, от единично до нередко.

Наши экземпляры имеют сходство с *A. veneta* var. *veneta* из водоемов Южной Африки (см.: Schoeman, Archibald, 1978, fig. 2, 7, 12, 14, 18, 22 и др.), а также с var. *capitata* (там же, fig. 5, 6, 17).

Amphora veneta var. ***subcapitata*** I. Kiss.

Киселев, 1932 : 87, рис. 22. — *A. subcapitata* (I. Kiss.) Hustedt, 1959 : 426, fig. 8.

Панцирь со спинной стороны эллипсоидный, с многочисленными соединительными ободками (табл. I, *5*; табл. II, *6*, *13*), с широко оттянутыми концами, с брюшной стороны линейно-ланцетовидный. Створки плоские, широкополуэллиптические, 29—57.8 мкм дл., 8.5—13.6 мкм шир.; спинная сторона их выпуклая, очень широкая (табл. I, *4—11*; табл. II, *1—5*); брюшная сторона прямая или едва вогнутая, узкая; концы суженные, слегка головчатые (табл. I, *5—12*; II, *1—5*). Щели шва слегка изогнутые на наружной поверхности створки (табл. I, *8—16*), со сближенными центральными порами, обычно загнутыми на спинную сторону (табл. I, *8—12*, *15*, *16*), на внутренней поверхности створки щели шва хорошо развиты, прямые, с удаленными центральными окончаниями ветвей шва (табл. II, *1—5*, *7—10*). Центральное поле расширено на спинную сторону с внутренней поверхности (табл. II, *7*, *8*, *10*). Поперечные штрихи радиальные, на спинной стороне состоят из ареол, имеющих вытянутые неодинаковой длины форамены (табл. I, *8—17*), в средней части створки штрихи разреженные, 16—22 в 10 мкм, благодаря ребровидным межштриховым утолщениям, что отчетливо заметно на внутренней поверхности створки (табл. II, *1*, *4—9*), у концов 22—28 штрихов в 10 мкм; на брюшной стороне штрихи короткие, из 1—3 ареол, 20—23 в 10 мкм. Штрихи доходят до конца осевой складки, концы створок гиалиновые (табл. I, *15—18*; табл. II, *11*, *12*). Осевая складка узкая, одинаковой ширины, с отчетливыми выемками (ямочками), непрерванная у центрального узелка (табл. I, *11—16*), у концов створок закругленная (табл. I, *12*, *15*, *16*, *18*) или заостренная (табл. I, *10*, *17*), концы шва слегка огибают ее. Осевое поле на брюшной стороне створки узкое, гиалиновое (табл. I, *12*, *15—17*). Центральное поле с такой же структурой, как и на осевой складке (табл. I, *11—14*). Центральный узелок в виде небольшого уплощенного выступа между центральными окончаниями ветвей шва (табл. II, *7—10*).

В Восточном Балхаше встречается по всей акватории, в обрастаниях и бентосе, летом и осенью, от единично до очень часто.

Обнаруживает сходство с экземплярами, приведенными Schoeman и Archibald (1978, fig. 5, 10, 17, 31) как *A. veneta* var. *veneta*, но принадлежащими, по всей вероятности, к var. *subcapitata*.

ЛИТЕРАТУРА

Караева Н. И., *Магеррамова Н. Р.*, *Рзаева С. Г.* Морфология панциря диатомей рода *Amphora* (*Bacillariophyta*) по данным электронной микроскопии. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 4, с. 492—497. — *Киселев И. А.* Данные о фитопланктоне озера Иссык-Куль. — Зап. Гос. гидрол. ин-та, 1932, т. 7, с. 65—94. — *Обухова В. М.* Альгофлора рисовых полей некоторых районов Казахстана. — Тр. Ин-та бот. АН КазССР, 1961, т. 10, с. 85—187. — *Cholnoky B. J.* Studien zur Ökologia der Diatomeen eines eutrophen subtropischen Gewassers. — Ber. Deutch. Bot. Ges., 1953, Bd 66, S. 347—356. — *Haworth E. J.* Some problems of diatom taxonomy in Scottish lake sediments. — Br. Phycol. J., 1974, vol. 9, p. 47—55. — *Hustedt F.* Die diatomeen Flora des Salzlackengebietes im Österreichischen Burgenland. — Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss. Nath.-naturw., 1959, Abt. 1, Bd 168, S. 387—452. — *Kützing F. T.* Die Kieselschaligen. Bacillarien oder Diatomeen. Nordhausen, 1844. 152 S. — *Kützing F. T.* Species Algarum. Lipsiae: Brockhaus, 1849. 922 S. — *Patrick R.*, *Reimer C.* The diatom of the United States (exclusive of Alaska and Hawaii), 1975, vol. 2, part 1. 213 p. — *Schoeman F. R.*, *Archibald R. E. M.* The diatom flora of Southern Africa. — CSIR special Report, WAT 50, 1978, N 4, p. 1—68. — *Schoeman F. R.*, *Archibald R. E. M.* The diatom flora of Southern Africa. — CSIR special Report, WAT 50, 1979, N 5, p. 1—65.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 XII 1985.

УДК 005 : 576.16 : 582.683.2 (571.651)

В. П. Бочанцев, В. В. Петровский

HEDINIOPSIS CZUKOTICA (*CRUCIFERAE*) — НОВЫЙ РОД И ВИД С ЧУКОТКИ

V. P. BOTSCHANTZEV, V. V. PETROVSKY. *HEDINIOPSIS CZUKOTICA* (*CRUCIFERAE*) — A NEW GENUS AND SPECIES FROM CHUKOTKA

Описаны новые род и вид с Чукотки.

Hediniopsis Botsch. et Petrovsky gen. nov. — Planta monocarpica, foliis, ramis floribusque alternis usque ad fructificationem per aliquot annos folia radicalia rosulantia tantum praebens. Caulis inferne foliaque radicalia pilis rectis (plerumque corrugatis) tenuibus squarrosis simplicibus brevibus longisque, squarrosis tenuibus brevibus 2—3—4 cuspidatis paucis intermixtis sat dense vestita, caulis vero superne, folia caulina et floralia, pedicelli sepalaque pilis rectis (plerumque corrugatis) tenuibus squarrosis simplicibus longis, mox pro parte deciduis sparse obtecta. Folia bipinnatisecta. Caulis solitarius, erectus, a basi ramosus, ramis simplicibus oblique adscendentibus inflorescentia racemosa (sub anthesi compacta, fructificatione dissita) terminatis. Pedicelli tenues, oblique adscendentes. Calyx apertus, sepalis ellipticis margine paleaceis. Petala alba, late obovata, in unguem sensim angustata. Stamina haud connata, filamentis linearibus, antheris ellipticis. Glandulae nectariferae laterales binae staminum brevium basin circumdantes hic intus extusque disjunctae processibus tantum lateralibus ad stamina longa inter se coalescentes. Siliculae glabrae, obovatae, ellipticae vel late ellipticae, apice sensim rotundatae, a septo valde vel leviter compressae, stigmate capitato subsessili. Valvae nervo longitudinali medio convexo. Replum angustum (silicula multo angustius) septo per totam eius longitudinem, sed sat saepe superne ac inferne perforato, interdum vero secus marginem limbum angustum formante praeditum aut latum (silicula vix tantum angustius) septo secus marginem limbum angustum tantum formante, strato mediano angusto cellulis parietibus parallelis rectis incrassatis secus septum protractis, ceteris epidermidis cellulis parietibus flexuosis incrassatis irregulariter dispositis praeditum. Semina flava, elliptica. Cotyledones planae, ellipticae. Embryo notorrhisus.

Typus generis: *Hediniopsis czukotica* Botsch. et Petrovsky.

Affinitas. A genere *Hedinia* Ostenf. monocarpia necnon habitu (caule solitario sub foliis radicalibus rosulantibus foliorum vetustorum residuis tecto), siliculis apice sensim rotundatis a valvis compressis (in populationibus variis siliculis 6.5 mm latis valde compressis septum 1 mm latum ptaebentibus vel 6 mm latis subcompressis septum 4.5 mm latum praebentibus) necnon septi strato mediano angusto differt.

Монокарпик с очередными листьями, ветвями и цветками, существующий до плодоношения в течение нескольких лет в виде розетки прикорневых листьев. Стебель в нижней части и прикорневые листья довольно густо опушены длинными и короткими, простыми, оттопыренными, тонкими, прямыми (обычно смятыми) волосками с незначительной примесью 2—3—4-конечных, коротких, тонких, оттопыренных волосков, а стебель в верхней части, стеблевые и прицветные листья, цветоножки и чашелистики рассеяно опушены длинными, простыми, оттопыренными, тонкими, прямыми (обычно сминающимися), впоследствии частично опадающими волосками. Листья дважды перисторассеченные. Стебель одиночный, прямостоящий, ветвящийся от основания; ветви простые, косо вверх направленные, заканчивающиеся кистевидным соцветием (во время цветения плотным, при плодах расставленным). Цветоножки тонкие, косо вверх направленные. Чашечка открытая, чашелистики эллиптические, по краю пленчатые. Лепестки белые, широко-обратнояйцевидные, постепенно суживающиеся в ноготок. Тычинки не сросшиеся; тычиночные нити линейные; пыльники эллиптические. По две боковых медовых железки окружают основание коротких тычинок, но здесь изнутри и снаружи разомкнуты, сливаясь между собою только боковыми выростами у длинных тычинок. Стручочки голые, обратнояйцевидные, эллиптические или широкоэллиптические, на верхушке постепенно закругленные, сильно или немного сжатые со стороны перегородки, с головчатым, почти сидячим рыльцем. Створки с выпуклой средней продольной жилкой. Рамка узкая, в несколько раз уже ширины стручочка, или широкая и тогда немного уже его ширины; когда рамка узкая, перегородка обычно развивается по всей ее длине, но довольно часто бывает продырявленной вверху и внизу, а иногда бывает представлена только в виде узкой каймы вдоль края рамки; при широкой рамке перегородка развивается только в виде узкой каймы вдоль ее края. Цельная перегородка с узким продольным тяжем, клетки его с утолщенными прямыми параллельными стенками, вытянуты вдоль перегородки. Остальные клетки эпидермы перегородки с утолщенными извилистыми стенками, расположены без определенного порядка. Семена желтые, эллиптические. Семядоли плоские, эллиптические. Зародыш спиннокорешковый.

Тип рода: *Hediniopsis czukotica* Botsch. et Petrovsky.

Родство. От рода *Hedinia* Ostenf. отличается жизненной формой (монокарпик с одиночным стеблем, покрытым под прикорневой розеткой остатками старых листьев), стручочками с постепенно закругленной верхушкой и у растений разных популяций со стороны створок то сильно (перегородка 1 мм шир., стручочек 6.5 мм шир.), то слабо сжатыми (перегородка 4.5 мм шир., стручочек 6 мм шир.), а также узким продольным тяжем на цельной перегородке.

Hediniopsis czukotica Botsch. et Petrovsky sp. nov. — Caulis 8—22 cm altus. Folia rosulantia et caulina inferiora ad 10 cm longa (petiolo 4 cm longo incluso), 2.5 cm lata, sursum sensim deminuta (prope flores inferiores ad 2 mm longa, 1.5 mm lata). Pedicelli 4—25 mm longi. Sepala 2.3—2.4 mm longa, 1.4—1.8 mm lata. Petala 3.3—3.8 mm longa (ungue 1.7 mm longo incluso), 2—2.2 mm lata. Filamenta staminum longorum 2.7, brevium vero 2.3 mm longa, antheris 0.8 mm longis, 0.6 mm latis. Siliculae 4—12.5 mm longae, 3—6.5 mm latae, replo 1—4.5 mm lato. Ovuli 30—40. Semina 1—1.2 mm longa, 0.7—0.8 mm lata. 2n=24.

Typus: Czukotka occidentalis, planities elata Anjuj, in fluxu superiore fl. Pogynden, in rupibus remanentibus prope ostium rivi Loznikovyi, 16 VII 1985, n° 85-77, fl. et fr., V. V. Petrovsky, T. V. Plieva (LE).

Стебель 8—22 см выс. Розеточные и нижние стеблевые листья до 10 см дл. (из них черешок 4 см дл.) и 2.5 см шир., вверх по стеблю постепенно уменьшающиеся до 2 мм дл. и 1.5 мм шир. у нижних цветков. Цветоножки 4—25 мм дл. Чашелистики 2.3—2.4 мм дл. и 1.4—1.8 мм шир. Лепестки 3.3—3.8 мм дл. (из них ноготок 1.7 мм дл.) и 2—2.2 мм шир. Нити длинных тычинок 2.7, коротких — 2.3 мм дл.; пыльники 0.8 мм дл. и 0.6 мм шир. Стручочки 4—12.5 мм дл. и 3—6.5 мм шир. Рамка 1—4.5 мм шир. Семяпочек 30—40. Семена 1—1.2 мм дл. и 0.7—0.8 мм шир. 2n=24.

Тип: Западная Чукотка, Анюйское нагорье, верховья р. Погынден, на скалах-останцах близ устья ручья Лозникового, 16 VII 1985, n° 85-77, цв. и пл., В. В. Петровский, Т. В. Плиева (LE).

Паратип (Paratypus): Западная Чукотка, Анюйское нагорье, верховья р. Погынден, на скалах-останцах близ устья р. Большой Куйвирыннет, 12 VII 1985, n° 85-22, цв. и пл., В. В. Петровский, Т. В. Плиева (LE).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 I 1986.

УДК 005 : 576.16 : 582.998 (575)

Н. С. Филатова

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *ARTEMISIA* (*ASTERACEAE*) ИЗ СРЕДНЕЙ И ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

N. S. FILATOVA. SOME NEW SPECIES OF THE GENUS *ARTEMISIA* (*ASTERACEAE*) FROM MIDDLE AND CENTRAL ASIA

Описаны 4 новых вида рода *Artemisia*. Два из них — *A. grubovii* и *A. junatovii* — относятся к подроду *Artemisia* секции *Abrotanum*, один вид — *A. xylorhiza* — к подроду *Dracunculus* и *A. czukavinae* — к подроду *Seriphidium*.

A. grubovii Filat. sp. nov. (subgen. Artemisia sect. Abrotanum Bess.). — Planta perennis, glabra vel pilis simplicibus longis albis sparse tecta. Rhizoma longum, repens, tenue, lignosum. Rami fertiles herbacei, 40—60 cm alti, pauci (3—5), erecti, costati, glabri vel sparse pilosi, regulariter foliosi, a medio subramosi. Folia radicalia petiolis laminae aequilongis vel ea subbrevioribus, lamina ambitu elliptica vel late elliptica, 4—7 cm longa, 3—5 cm lata, bipinnatisecta, utrinque punctato-glandulosa, glabra vel subtus secus nervos pilis simplicibus longis albis sparse tecta, lobis primariis patentibus basi secus petiolum decurrentibus oblongo-ellipticis ad 3 cm longis et 1.5 cm latis, in lobulos apice breviter acuminatos lanceolatos ad 1 cm longos et 5 mm latos, margine sparse dentatos profunde (fere ad nervum medium) dissectis; caulina media breviter petiolata, inferioribus minora; floralia inferiora subsessilia, semel pinnatisecta, superiora sessilia, integra, late lanceolata, calathidiis aequilonga vel eis breviora. Panicula angusta, longa, ad 25 cm longa, ramulis brevibus ad 3 cm longis ramo appressis. Calathidia subglobosa, 3—5 mm longa, pedunculis brevibus pilosis, nutantia, in ramulis paniculae lateralibus per bina-terna vel singula dense disposita. Involucri phylla glabra, nitida, exteriora elliptica, interioribus subaequilonga, margine angusto pellucido vel fusco cincta, interiora late elliptica, margine paleaceo lato cincta. Flores marginales foeminei 7—10, corolla anguste tubulosa; flores disci ad 25, corolla tubulosa. Achenia oblongoovoidea, fusca, costulata (fig. 1).

Typus: Ordos, in fluxu superiore fl. Chuanche ad trajectum fl. Churei-Chundy, 6 VIII 1871, N 340, N. M. Przewalski (LE, unacum isotypo uno).

Affinitas. Ab *A. maximoviczіana* Krasch., cui affinis est, folii lamina rigida, lobis ejus angustioribus, indumento punctato-glanduloso necnon calathidiis paucifloris differt.

Многолетнее растение, голое или рассеянно опушенное длинными простыми белыми волосками. Корневище длинное, ползучее, тонкое, деревянистое. Плодущие побеги травянистые, 40—60 см выс., немногочисленные (в числе 3—5), прямостоячие, ребристые, голые или рассеянно опушенные, равномерно облиственные, от середины слабоветвящиеся. Прикорневые листья на черешках, равных пластинке листа или немного короче ее; листовая пластинка в очертании эллиптическая или широкоэллиптическая, 4—7 см дл., 3—5 см шир., дважды перисто-рассеченная, с обеих сторон точечно-железистая, голая или с нижней стороны вдоль жилок рассеянно опушенная длинными простыми белыми волосками; первичные доли листа отклоненные, при основании низбегающие по общему черешку, продолговато-эллиптические, до 3 см дл. и до 1.5 см шир., глубоко, почти до средней жилки, рассечены на ланцетные, до 1 см дл. и 5 мм шир., по краю редкозубчатые, на верхушке коротко заостренные дольки; средние стеблевые листья короткочерешковые, мельче нижних стеблевых; нижние прицветные почти сидячие, однажды перисто-рассеченные, верхние — сидячие, цельные, широколанцетные, равны корзинкам или короче их. Метелка узкая, длинная, до 25 см дл., с короткими, до 3 см дл., прижатыми к побегу боковыми веточками. Корзинки почти шаровидные, 3—5 мм дл., на коротких опушенных ножках, поникающие, густо расположены на боковых веточках метелки группами по 2—3 или одиночные; листочки обертки голые, блестящие, наружные эллиптические, почти равны внутренним, по краю окаймленные узкой, прозрачной или бурой каймой, внутренние —

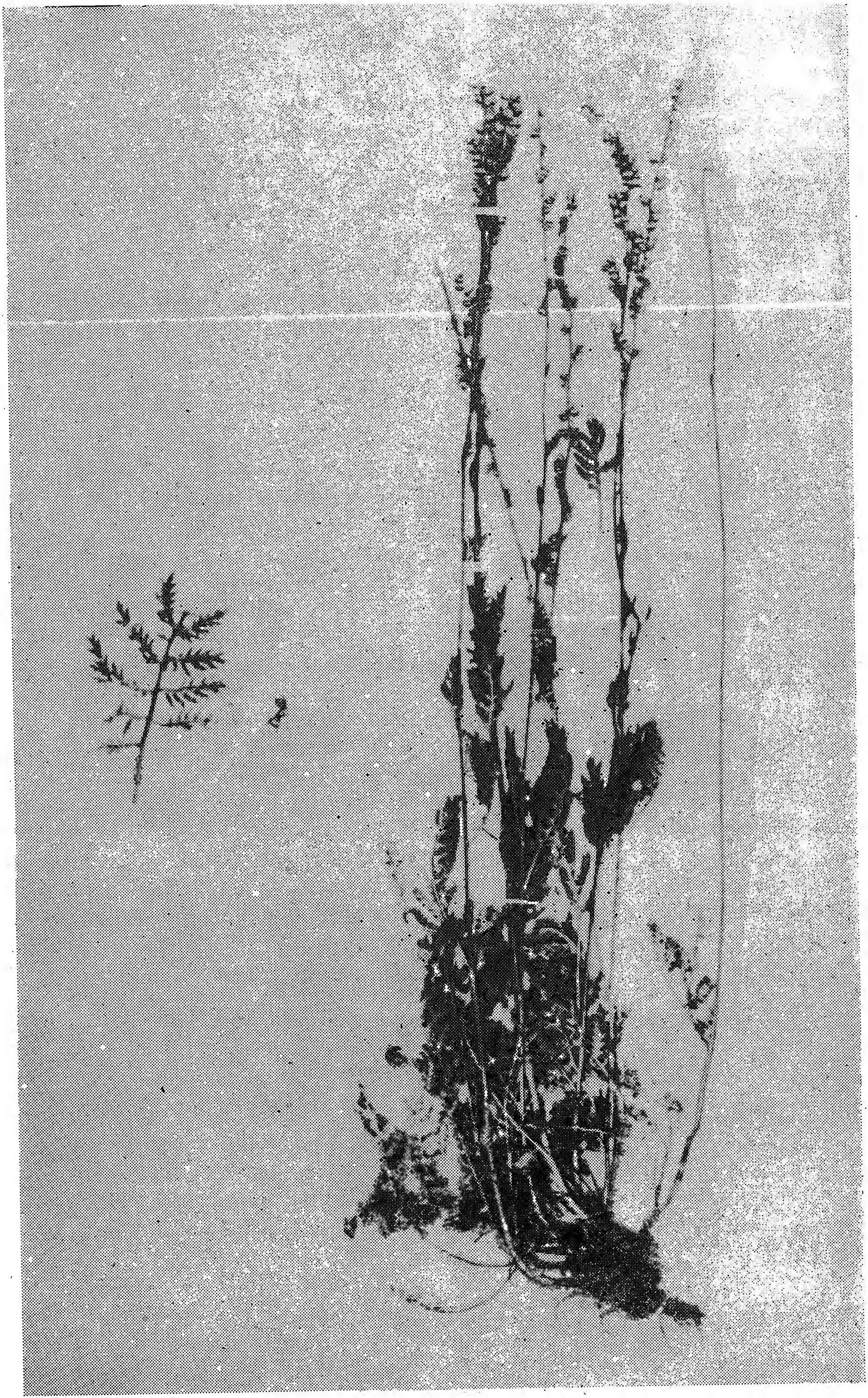


Рис. 1. *Artemisia grubovii.*

широкоэллиптические, по краю широкопленчато окаймленные. Краевые пестичные цветки в числе 7—10, с узкотрубчатым венчиком, дисковые — до 25, с трубчатым венчиком. Семянки продолговато-яйцевидные, бурые, слабо ребристые (рис. 1).

Тип: Ордос, вверх по р. Хуанхэ до переправы через р. Хурей-Хунды, 6 VIII 1871, № 340, Н. М. Пржевальский (LE, с одним изотипом).

Паратипы: Ордос, оз. Баин-Нур, луг на берегу озера, 2 IX 1884, Г. Н. Потанин (два экземпляра).

Родство. От близкого вида *A. maximovicziana* Krasch. отличается жесткой пластинкой листа, более узкими листовыми долями, наличием точечного железистого опушения и немногоцветковыми корзинками.

Artemisia junatovii Filat. sp. nov. (subgen. Artemisia sect. Abrotanum Bess.). — Planta perennis, pilis mollibus albis ad finem vegetationis, persistentibus tecta. Rhizoma longum, repens, crassum, lignosum. Rami fertiles numerosi, 10—25 cm alti, herbacei, erecti, costulati, pilosi, regulariter foliosi, supra medium parce ramosi. Folia radicalia et caulina inferiora petiolata, petiolis basi dilatatis exauriculatis, laminae aeguilongis vel ea sublongioribus, lamina ambitu ovata vel late ovata, 2—5 cm longa et 1.5—3 cm lata, bipinnatifida, pilis longis perplexis albis utrinque tecta et praeterea punctato-glandulosa, lobis primariis ellipticis vel oblongo-ellipticis 1—1.5 cm longis ad 1 cm latis a petiolo sub angulo subrecto remotis et patentibus, petiolulis basi subdilatatis cum petiolo dilatato confluentibus, lobulis secundariis terminalibus lanceolatis ad 3 (5) mm longis, patentibus, margine integris vel sparse dentatis, apice breviter acuminatis; caulina media breviter petiolata, minora; floralia inferiora subsessilia, semel pinnatisecta, parva, superiora sessilia, lanceolata, calathidiis aequilonga vel eis longiora. Panicula compacte spiciformis vel, inferne praecipue, interrupte spiciformis. Calathidia hemisphaerica vel subglobosa, 3—4 mm longa, pedunculis dense pilosis brevibus, nutantia. Involucri phylla herbacea, navicularia, dense pilosa, exteriora oblongo-ovata, margine fuscidulo angusto cincta, interiora elliptica, late paleaceo-marginata, exterioribus sublongiora. Flores marginales foeminei ad 15, corolla anguste tubulosa; flores disci ad 25 (30), corolla tubulosa, omnes glandulis punctiformibus flavis dense obsiti. Achenia ovoidea, fuscidula, costulata (fig. 2).

Typus: Tibet, jugum Burchan-Budda, ad boreali-boreali-occidentem a fl. Salgin-gol ad puteum Urtu-Schirik, 25 IX 1879, N 160, N. M. Przewalski (LE, unacum isotypo uno).

Affinitas. Ab *A. phaeolepide* Krasch., cui affinis est, ramis fertilibus pilosis numerosis, foliis caulinis inferioribus longe petiolatis, panicula spiciformi compacta, involucri phyllis dense pilosis differt.

Многолетнее растение, опушенное мягкими белыми волосками, сохраняющимися до конца вегетации. Корневище длинное, ползучее, толстое, деревянистое. Плодущие побеги многочисленные, 10—25 см выс., травянистые, прямостоячие, слаборебристые, опушенные, равномерно облиственные, в верхней половине слабоветвящиеся. Листья прикорневые и нижние стеблевые на черешках, при основании расширенных, без ушек, равных пластинке листа или немного длиннее ее; листовая пластинка в очертании яйцевидная или широкояйцевидная, 2—5 см дл. и 1.5—3 см шир., дважды перисто надрезанная, с обеих сторон опушенная длинными, спутанными белыми волосками и точечно-железистая; первичные доли листа эллиптические или продолговато-эллиптические, 1—1.5 см дл. и до 1 см шир., сдвинутые и отклоненные от общего черешка листа почти под прямым углом, черешочки их при основании слабо расширенные и сливаются с таким же расширенным главным черешком, вторичные, конечные дольки ланцетные, до 3 (5) мм дл., отклоненные, по краю цельные или редкозубчатые, на верхушке коротко заостренные; средние стеблевые листья короткочерешковые, меньших размеров; нижние прицветные почти сидячие, однажды перисто-рассеченные, мелкие, верхние прицветные — сидячие, ланцетные, равны корзинкам или длиннее их. Метелка плотноколосовидная или особенно в нижней части прерывисто-колосовидная. Корзинки полушаровидные или почти шаровидные, 3—4 мм дл., на коротких густоопушенных ножках, поникающие; листочки обертки травянистые, лодочковидные, густо опушенные, наружные продолговато-яйцевидные, по краю с узкой буроватой каймой, внутренние эллиптические, широкопленчато окаймленные, немного длиннее наружных. Краевые пестичные цветки в числе до 15, с узкотрубчатым венчиком, дисковые до 25 (30) с трубчатым венчиком, все густо опушенные точечными желтыми железками. Семянки яйцевидные, буроватые, слаборебристые (рис. 2).

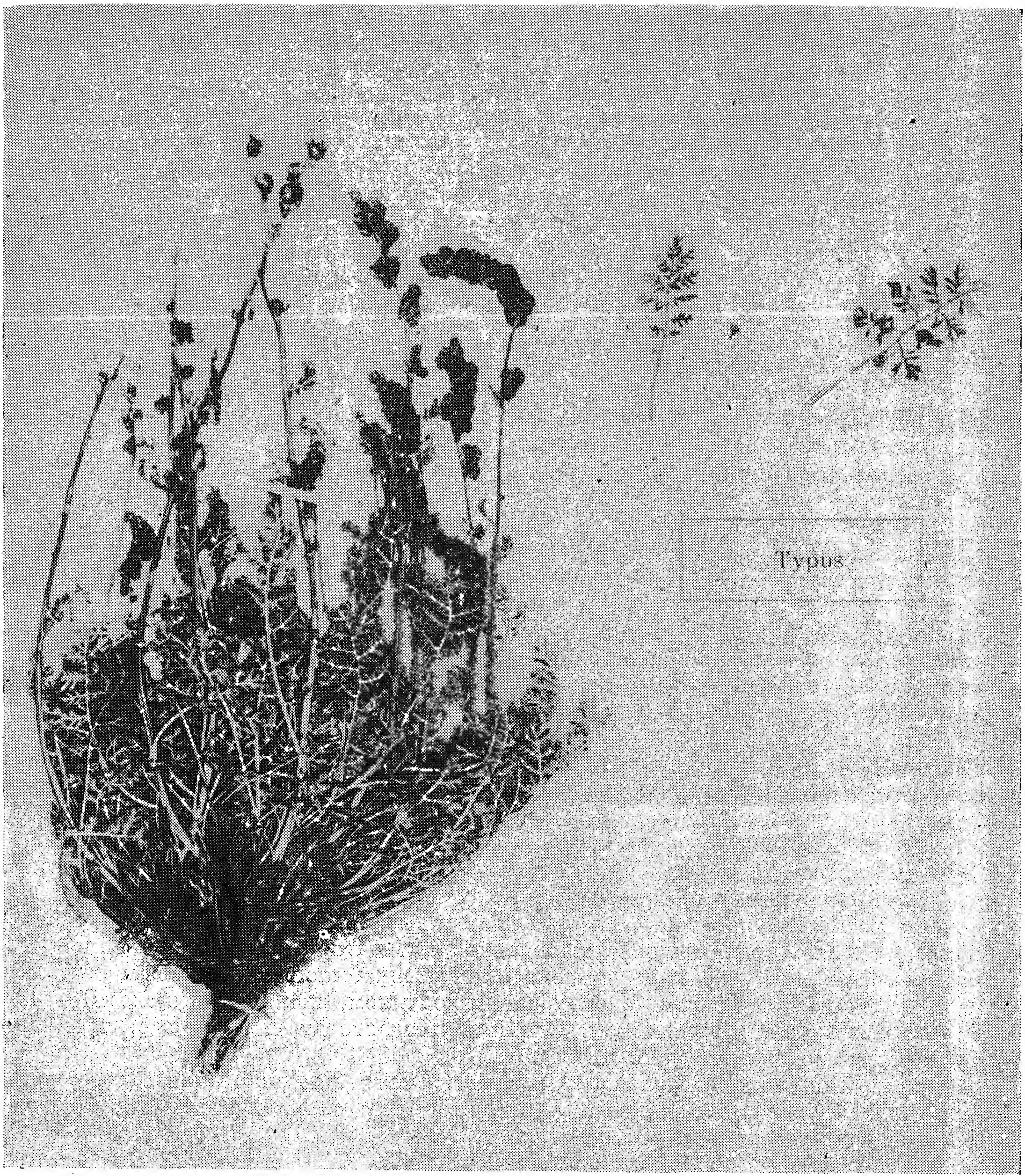


Рис. 2. *Artemisia junatovii.*

Тип: Тибет, хр. Бурхан-Будда, на северо-северо-запад от р. Салгин-гол к колодцу Урту-Ширик, 25 IX 1879, № 160, Н. М. Пржевальский (LE, с одним изотипом).

Родство. От близкого вида *A. phaeolepis* Krasch. отличается многочисленными опушенными плодущими побегами, длинночерешковыми нижними стеблевыми листьями, колосовидной плотной метелкой, густым опушением листочков обертки.

Artemisia xylorhiza Krasch. ex Filat. sp. nov. (subgen. Dracunculus (Bess.) Peterm.). — Suffruticulus. Radix crassa, verticalis, lignosa, multiceps. Rami fertiles numerosi, 20—50 cm alti, crassiusculi, erecti, atro-fusci vel subviolacei, regulariter foliosi, basi lignescentes, a medio ramosi. Folia caulina inferiora et media petiolata, petiolis laminam multo superantibus, basi dilatatis, auriculis pinnatisectis praeditis, lamina ambitu ovata vel late ovata, 2—3 cm longa, 1.5—

2 cm lata, semel vel bis pinnatisecta; lobulis terminalibus lanceolato-linearibus, 5—15 mm longis apice breviter acuminatis; floralia inferiora breviter petiolata, ternatim digitato-dissecta, superiora sessilia, simplicia, linearia vel anguste linearia, calathidiis aequilonga vel eis sublongiora. Panicula pyramidalis, ramulis lateralibus 3—5 cm longis ramo appressis. Calathidia ovoidea, 3—4 mm longa, breviter pedunculata, inflorescentias racemiformes vel subglobosas compactas in ramulis paniculae lateralibus formantia. Involucri phylla glabra, navicularia, fuscidula, exteriora ovata, interioribus subbreviora, margine paleaceo pellucido angusto cincta, interiora late ovata, margine late paleacea. Flores marginales foeminei ad 7, corolla anguste tubulosa; flores disci 10—12, corolla anguste infundibuliformi. Achenia oblongo-ovoidea, parva, fusca, costulata (fig. 3).

Typus: Mongolia, divortium aquarum inter fl. Ara-Dzhargalante et fl. Uber-Dzhargalante, saliceta in alveis arenosis siccis, 12 VIII 1925, N. 307, H. Krascheninnikov et B. Zamatkinov (LE).

Affinitas. Ab *A. klementzae* Krasch. ex Leonova, cui affinis est, ramis fertilibus crassiusculis atro-fuscis vel subviolaceis, panicula pyramidali angusta, involucri phyllis glabris fuscidulis differt.

Habitat in arenis schistosis, grumosis, semifixis in Mongolia Orientali et Austro-orientali.

Полукустарничек. Корень толстый, вертикальный, деревянистый, многоглавый. Плодущие побеги многочисленные, 20—50 см выс., толстоватые, прямостоящие, слаборебристые, темно-бурые или почти фиолетовые, равномерно облиственные, при основании древеснеющие, от середины ветвящиеся. Листья нижние и средние стеблевые на черешках, значительно превышающих пластинку листа, черешки при основании расширенные, с перисторассеченными ушками; листовая пластинка в очертании яйцевидная или широкояйцевидная, 2—3 см дл. и 1.5—2 см шир., однажды-дважды перисто-рассеченная; конечные листовые дольки ланцетно-линейные, 5—15 мм дл., на верхушке коротко заостренные; нижние прицветные листья короткочерешковые, тройчато пальчато-рассеченные, верхние прицветные сидячие, простые, линейные или узколинейные, равны корзинкам или немного превышают их. Метелка пирамидальная, боковые веточки 3—5 см дл., прижатые к побегу. Корзинки яйцевидные, 3—4 мм дл., на коротких ножках, собранные в плотные кистевидные или почти шаровидные соцветия на боковых веточках метелки. Листочки обертки голые, лодочковидные, буроватоокрашенные, наружные яйцевидные, немного короче внутренних, по краю с узкой, прозрачной пленчатой каймой, внутренние — широкояйцевидные, по краю широко пленчатоокаймленные. Краевые пестичные цветки в числе до 7, с узкотрубчатым венчиком, дисковые в числе 10—12, с узковоронковидным венчиком. Семянки продолговато-яйцевидные, мелкие, бурые, слаборебристые (рис. 3).

Тип: Монголия, водораздел между реками Ара-Джаргаланте и Убер-Джаргаланте, заросли ивняков в сухих песчаных руслах, 12 VIII 1925, № 307, И. Крашенинников и Б. Заматкинов (LE).

Паратипы: МНР, между реками Ара-Джаргаланте и Убер-Джаргаланте, щебнистые пески, 10 VIII 1925, № 88, И. Крашенинников и Б. Заматкинов; между реками Ара-Джаргаланте и Убер-Джаргаланте, пески, 17 X 1925, № 1001, И. Крашенинников и Б. Заматкинов; между реками Ара-Джаргаланте и Убер-Джаргаланте, пески под горой Устэ, 17 IX 1925, № 1098, И. Крашенинников и Б. Заматкинов.

Родство. От близкого вида *A. klementzae* Krasch. ex Leonova отличается толстоватыми темно-бурыми или почти фиолетовыми плодущими побегами, узкой пирамидальной метелкой, голыми буроватоокрашенными листочками обертки.

Обитает на щебнистых, бугристых, полузакрепленных песках в Восточной и Юго-Восточной Монголии, где является доминантным видом.

Вид был намечен к описанию И. М. Крашенинниковым, им же выделен и типовой экземпляр под названием *A. xylorhiza* Krasch. Под этим названием он прочно вошел в нашу ботанико-географическую литературу. При критической ревизии полыней Центральной Азии мы выделили паратипы и установили географическое распространение вида в пределах этого региона.

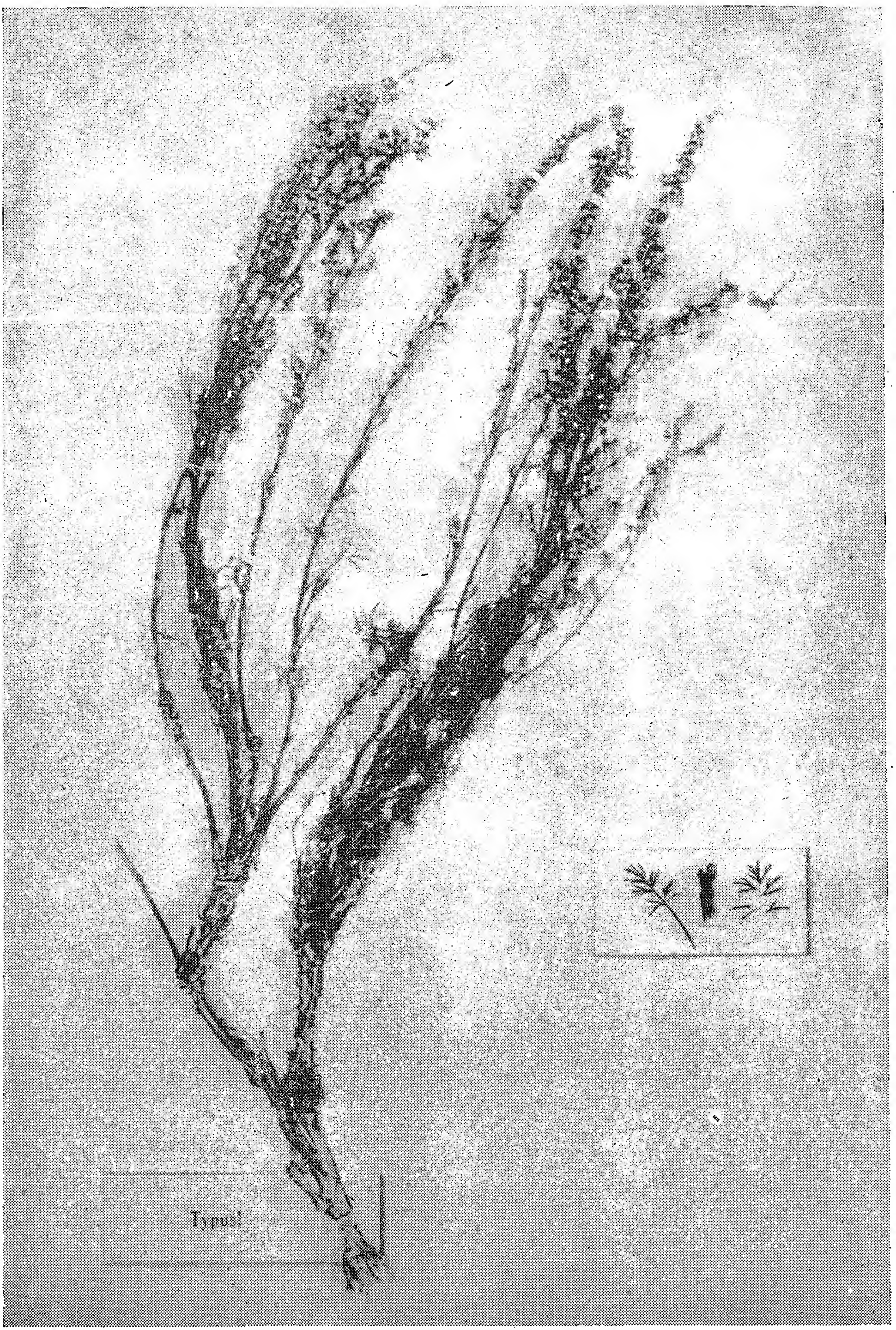


Рис. 3. *Artemisia xylorhiza.*

A. czukavinae Filat. sp. nov. (subgen. Seriphidium (Bess.) Peterm.). — Suffrutex. Radix crassa, verticalis, lignosa, multiceps. Rami fertiles numerosi, 30—50 cm alti, crassiusculi, erecti, costati, fusci vel atro-fusci, dense foliosi, glabri, basi lignescentes, a medio ramosi; rami steriles pauci, breves, dense foliosi. Folia caulina inferiora et ramorum sterilium petiolata, petiolis lamina multo brevioribus, basi auriculis pinnatisectis praeditis, lamina ambitu orbicularis, 2.5—3.5 cm longa, 2—3 cm lata, bis vel ter pinnatisecta, glabra, viridis, media

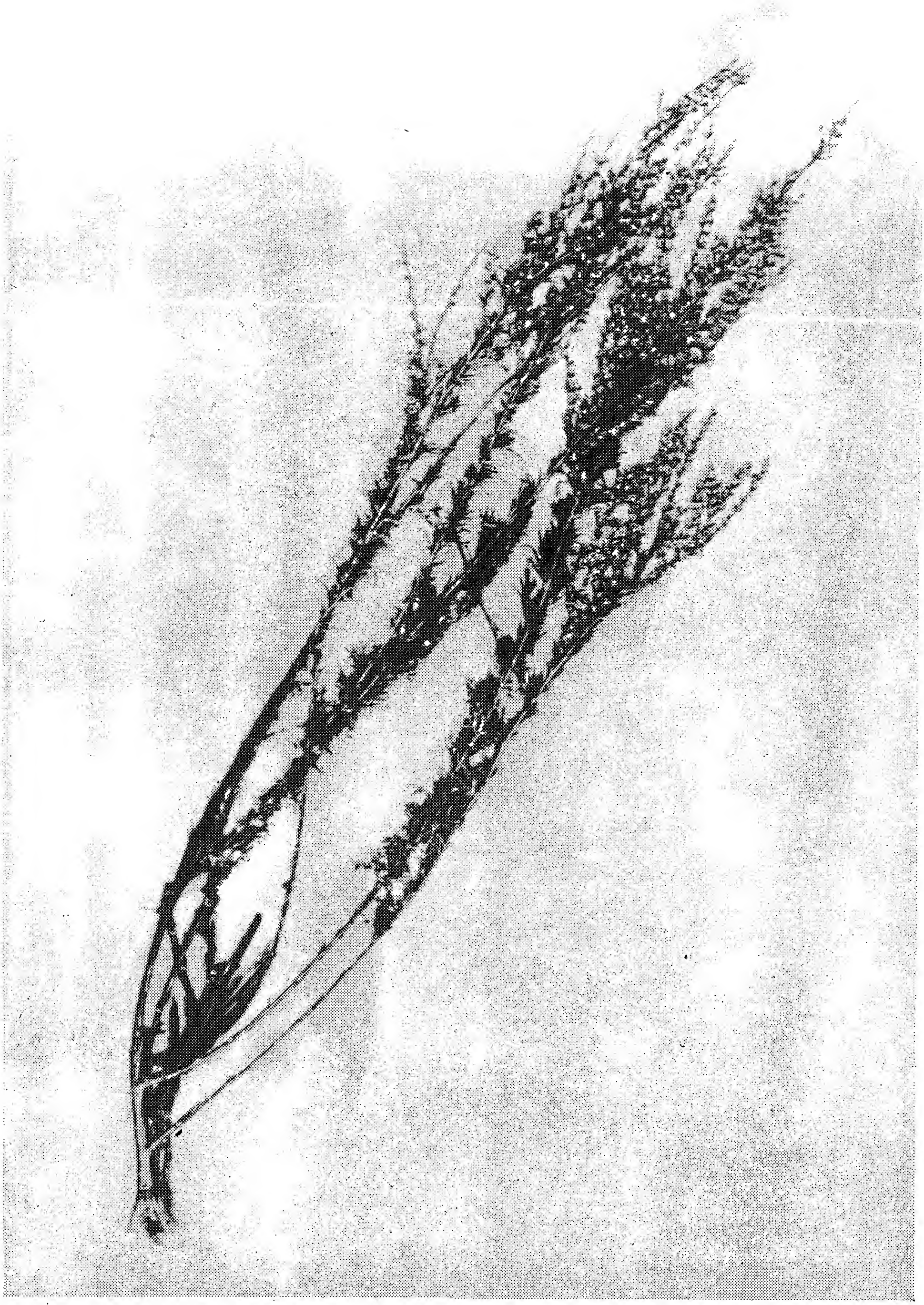


Рис. 4. *Artemisia czukavinae.*

subsessilia, semel-bis pinnatisecta, lobulis terminalibus lanceolatis, 3—5 (7) mm longis remotis apice rotundatis; floralia inferiora semel vel ternatim digitato-pinnatisecta, superiora simplicia, late linearia, calathidiis aequilonga vel eis sublongiora. Panicula anguste pyramidalis, longa, ad 25 cm longa, ramulis lateralibus ad 10 cm longis, oblique adscendentibus. Calathidia sessilia, ovoidea, 4—5 mm longa, singula, in ramulis paniculae lateralibus approximata vel dissita. Involucri phylla dense tenuiter araneosa et punctato-glanduloso-pilosa, exteriora parva, convexa, ovata, margine paleaceo pellucido angusto cincta, interiora ob-

longo-ovata, margine late paleacea. Flores 7—9, corolla purpurea vel flava. Achenia oblongo-ovoidea, atro-grisea, sulcata (fig. 4).

Typus: Tadzhikistania, in viciniis pagi Dagana-Kiik (inter opp. Duschanbe et Kurgan-Tjube), ad declivia promontoriorum schistosa, 17 X 1929, N 280, F. N. Russanov (LE, cum isotypo uno).

Affinitas. A specie affini *A. glanduligera* Krasch. caulibus floriferis dense foliosis atro-fuscis numerosis, lobulis foliorum terminalibus latis apice rotundatis dissitis et calathidiis majoribus differt.

Полукустарник. Корень толстый, вертикальный, деревянистый, многоглавый. Плодущие побеги многочисленные, 30—50 см выс., толстоватые, прямостоящие, ребристые, бурые или темно-бурые, густо облиственные, голые, при основании деревенеющие, от середины ветвящиеся; бесплодные побеги немногочисленные, короткие, густооблиственные. Листья нижние стеблевые и бесплодных побегов на черешках значительно короче листовой пластинки, при основании с перисторассеченными ушками; листовая пластинка в очертании округлая, 2.5—3.5 см дл. и 2—3 см шир., дважды-трижды перисторассеченная, голая, зеленая; средние стеблевые листья почти сидячие, однажды-дважды перисторассеченные; конечные листовые дольки ланцетные, 3—5 (7) мм дл., расставленные, на верхушке закругленные; нижние прицветные однажды- или тройчато или пальчато перисто-рассеченные, верхние — простые, широколинейные, равны корзинкам или немного превышают их. Метелка узкопирамидальная, длинная, до 25 см дл., боковые веточки до 10 см дл., косо вверхнаправленные. Корзинки сидячие, яйцевидные, 4—5 мм дл., одиночные, сближенные или расставленные на боковых веточках метелки. Листочки обертки густо тонкопаутинисто и точечно-железисто опушенные, наружные мелкие, выпуклые, яйцевидные, по краю с узкой, прозрачной, пленчатой каймой, внутренние — продолговато-яйцевидные, по краю широкопленчато окаймленные. Цветки в числе 7—9, с пурпурным или желтым венчиком. Семянки продолговато-яйцевидные, темно-серые, бороздчатые (рис. 4).

Тип: Таджикистан, окрестности кишлака Дагана-Киик (между городами Душанбе и Курган-Тюбе), щебнистые склоны предгорий, 17 X 1929, № 280, Ф. Н. Русанов (LE, с одним изотипом).

Паратипы: Таджикистан, севернее г. Курган-Тюбе, путь от Каралыка на Канысер, песчаники на обрывах, 27 IX 1929, № 84, Ф. Н. Русанов; Каратау, западные склоны, по дну оврага, 27 IX 1937, № 800, В. А. Никитин; Бабатаг, к югу от кишлака Кара-куз, 21 X 1961, № 407, В. А. Никитин.

Родство. От близкого вида *A. glanduligera* Krasch. отличается многочисленными, темно-бурыми, густо облиственными плодущими побегами, широкими, расставленными, на верхушке закругленными конечными листовыми дольками и более крупными корзинками.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 V 1986.

УДК 582.371.31

Бот. журн., т. 71, № 11

М. Л. Самутина

ИЗМЕНЕНИЯ В СИСТЕМЕ РОДА *SAMBUCUS* (*CAPRIFOLIACEAE*)

M. L. SAMUTINA. CHANGES IN THE SYSTEM OF THE GENUS *SAMBUCUS* (*CAPRIFOLIACEAE*)

Приведена система рода *Sambucus* с изменениями. В пределах рода выделяются 3 подрода и 5 секций. Дана одна новая комбинация подрода. Описана новая секция из подрода *Sambucus*. Одна прежде описанная секция сводится в синонимы. Указан видовой состав подродов и секций.

Gen. *Sambucus* L. 1753, Sp. Pl. : 269.
Лектотип: *S. nigra* L.

Subgen. 1. Ebulus (Spach) Samut. comb. nov. — Sect. *Ebulus* Spach, 1839, Hist. Nat. Vég. Phanérog. 8 : 323. — *Ebulum* Garcke, 1865, Fl. Nord Mittel-Deutschland, ed. 7 : 184.

Lobi corollae apice acutati, nervis lateralibus in jugis 2 instructi. Filamenta tubo corollae ad $^2/_3$ eius longitudinis connata, taeniata, connectivis latis curvatis. Antherae violaceae. Stylus indivisus, stigmate clavato. Ovarium anthesi ineunte minutum, lobis corollae brevius. Panicula corymbosa. Axes primarii ramuli inflorescentiae lateralibus breviores. Foliola stipuliformia magna foliacea. Planta perennis.

Typus: *S. ebulus* L.

Доли венчика на верхушке заостренные, снабженные боковыми жилками в числе 2 пар. Тычиночные нити сросшиеся с трубкой венчика до $^2/_3$ ее длины, лентовидные, с широкими изогнутыми связниками. Пыльники фиолетовые. Столбик цельный, с булавовидным рыльцем. Завязь в начале цветения маленькая, короче долей венчика. Метелка щитковидная. Главные оси веточек соцветия короче боковых. Прилистниковидные листочки крупные, листовидные. Многолетнее травянистое растение.

Тип: *S. ebulus* L.

Подрод монотипный.

Subgen. 2. *Sambucus*.

Тип: лектотип рода.

Sect. 1. Wightia Samut. sect. nov.

Fructus rubri. Semina ovalia vel oblongo-ovata superficie minute tuberculata vel fere levia. Flores bisexuales pentameri. Lobi corollae in alabastro valvatim conniventes. Stylus brevis conicus lobis stigmatis appropinquatis discretis. Inflorescentia inferne haud foliosa. Nectaria extrafloralia in inflorescentia nulla. Folia 7—9-foliolata. Par apicale cum rachide et foliolo apicali saepe coalescens. Foliola stipuliformia magna foliacea. Plantae perennes caulibus basi lignificatis.

Typus: *S. wightiana* Wall. ex Wight et Arn.

Плоды красные. Семена овальные или продолговато-яйцевидные, с поверхности мелкобугристые или почти гладкие. Цветки обоеполые, пятичленные. Доли венчика в бутоне створчато сходящиеся. Столбик короткий, конический, со свободными сближенными долями рыльца. Соцветие в нижней части не облиственное. Экстрафлоральные нектарники в соцветии отсутствуют. Листья 7—9-листочковые. Верхняя пара срастается с рахисом и верхним листочком. Прилистниковидные листочки крупные, листовидные. Многолетние травянистые растения с одревесневающими в основании побегами.

Тип: *S. wightiana* Wall. ex Wight et Arn.

S. wightiana, *S. adnata* Wall. ex DC., *S. schweriniana* Rehd.

Sect. 2. *Heteranthe* Fritsch, 1897, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 4 : 162.

Тип: *S. australis* Schlecht.

Секция монотипная.

Sect. 3. *Scyphidanthe* (Miq.) Fritsch, 1897, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 4 : 162. — Subgen. *Scyphidanthe* Miq. 1856, Fl. Ind. Bat. 2 : 124.

Тип: *S. javanica* Reinw. ex Blume.

S. javanica, *S. hookeri* Rehd., *S. formosana* Nakai, *S. henriana* Samut.

Sect. 4. *Tripetalus* (Lindl.) Fritsch, 1897, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 4 : 162. — *Tripetalus* Lindl. 1839, Mitch Tree Exped. 2 : 14. — Sect. *Tetrapetalus* Fritsch, 1897, l. c. : 162.

Тип: *S. australasica* (Lindl.) Fritsch.

S. australasica, *S. gaudichaudiana* DC.

Sect. 5. *Sambucus*. — Sect. *Eusambucus* Spach, 1839, Hist. Nat. Vég. Phanérog. 8 : 320.

Тип: лектотип рода.

S. nigra, *S. canadensis* L., *S. coerulea* Rafin., *S. mexicana* Presl ex DC., *S. peruviana* Humboldt et Bonpl., *S. maderensis* Lowe, *S. palmensis* Link ex Buch.

Subgen. 3. *Olma* Rafin. 1838, Alsogr. Amer. : 47. — Sect. *Botryosambucus* Spach, 1839, Hist. Nat. Vég. Phanérog. 8 : 319.

Тип: *S. racemosa* L.

S. racemosa, *S. sibirica* Nakai, *S. manshurica* Kitag., *S. kamtschatica* E. Wolf, *S. pubens* Michx., *S. tigranii* Troitzk., *S. microbotrys* Rydb., *S. sieboldiana* Graebn., *S. williamsii* Hance.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 III 1986.

УДК 005.576.16 : 582.683.2 (470.23)

Бот. журн., т. 71, № 11

В. И. Дорофеев

НОВЫЙ ВИД РОДА *RORIPPA* (*BRASSICACEAE*) ИЗ ОКРЕСТНОСТЕЙ ЛЕНИНГРАДА

V. I. DOROFEYEV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *RORIPPA* (*BRASSICACEAE*) FROM LENINGRAD NEIGHBOURHOOD

Описывается новый вид *Rorippa viaria*, обнаруженный в пригородах Ленинграда, и приводятся его экологические особенности.

Rorippa viaria V. Dorof. sp. nov. — Planta perennis, herbacea. Caulis 40—90 cm altus, erectus, ramosus, glaber, inferne pilis simplicibus squarrosis dense tectus. Folia pinnatiloba vel pinnatisecta, lacinia terminali magna margine inaequidentata, petiolo anguste alato et auriculis, juvenilia pilis simplicibus sparse obtecta. Racemi multiflori, in axillis foliorum superiorum et apice caulis dispositi. Flores sepalis 2.5—3 mm longis, petalis 4—4.5 mm longis laete luteis, staminibus longis 4 mm longis, brevibus 3.5—4 mm longis; glandulae laterales anulares. Siliculae globosae, 3—3.5 mm longae (cum stylo); stylus gracilis, 1—1.5 mm longus, stigmate capitato; pedicelli fructiferi oblique sursum patentes, 6—8 mm longi; semina brunneola, minute reticulata, ad 1 mm longa. Fl. V—VIII. 2n=32.

Typus: Regio Leningradensis, Staryj Petergof, 1—1.5 km ad boreali-occidentem a statione viae ferreae, ad marginem viae prope vicos villares, 10 VI 1981, V. I. Dorofeyev (LE).

Affinitas. *R. austriacae* (Crantz) Bess. affinis est, a qua foliis pinnatilobis vel pinnatisectis, floribus majoribus necnon numero chromosomatum 2n=32 optime distinguitur.

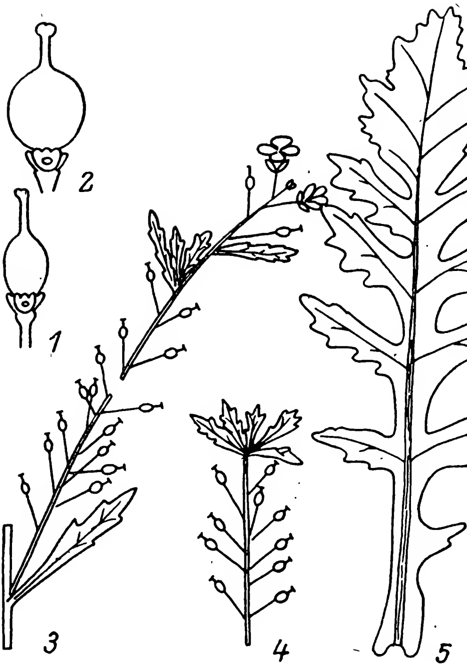
Distributio. Regio Leningradensis (in adjacentibus stationis viae ferreae Staryj Petergof et oppidi Lomonosov).

Многолетнее травянистое растение с прямостоячим, ветвистым, голым, в нижней части густо опушенным простыми оттопыренными волосками стеблем 40—90 см выс. Листья перисто-лопастные или перисто-рассеченные, с крупной по краю неравнозубчатой конечной долей, с крылатым черешком и ушками, молодые рассеянно опушены простыми волосками. Кисти многоцветковые, располагаются в пазухах верхних листьев и на верхушке стебля. Цветки с чашелистиками 2.5—3 мм дл., ярко-желтыми лепестками 4—4.5 мм дл., длинными тычинками 4 мм дл., короткими — 3.5—4 мм дл.; боковые железки образуют вокруг тычинки кольцо. Стручочки шаровидные, 3—3.5 мм дл. (вместе со столбиком), с тонким столбиком 1—1.5 мм дл., оканчивающимся головчатым рыльцем; плодоножки косо вверх отклоненные, 6—8 мм дл.; семена светло-коричневые, мелкосетчатые, до 1 мм дл. Цв. V—VIII. 2n=32.

Тип: Ленинградская область, Старый Петергоф, 1—1.5 км на северо-запад от станции железной дороги, по краю дороги у дачных поселков, 10 VI 1981, В. И. Дорофеев (LE).

Паратип: там же, 12 VIII 1981, В. И. Дорофеев (LE).

Родство. От родственного *R. austriaca* (Crantz) Bess. отличается перисто-лопастными или перисто-рассеченными листьями, более крупными цветками, числом хромосом.



Rorippa viaria: *1* — завязь с кольцевыми нектарниками у места крепления тычинок; *2* — плод; *3*, *4* — варианты пролиферации соцветия в вегетативный побег; *5* — лист средней формации.

Распространение. Ленинградская обл. (окр. Старого Петергофа и г. Ломоносова).

Сейчас известны две не очень крупные популяции *R. viaria*. Одна обнаружена нами в 1981 г. Другая, из окрестностей г. Ломоносова, была известна ботаникам давно, но образующие ее растения ошибочно относили к *R. anceps* (Wahlenb.) Reichenb., поскольку плохо сформированные плоды имеют слегка вытянутую форму. Растения этой популяции со зрелыми плодами вообще не были известны ботаникам из-за почти полного отсутствия или недоразвития плодов, обусловленного климатическим и антропогенным факторами.

Места произрастания *R. viaria* типичны для большинства видов этого рода: задернованные кюветы и обочины дорог. В условиях северо-запада европейской части СССР у всех видов рода *Rorippa* Scop., за исключением *R. palustris* (L.) Bess., плоды завязываются крайне плохо, в дополнение к этому участки, заселяемые *R. viaria*, подвергаются антропогенному воздействию — обкашиваются до завершения цветения и плодоношения. Повторное цветение, наблюдаемое осенью, протекает в неблагоприятных метеорологических условиях, затрудняющих опыление и завязывание семян либо делающих их вообще невозможными.

Возможно, в связи с указанными особенностями развития *R. viaria* выработал способ более успешного переживания неблагоприятных условий, который довольно редко проявляется у крестоцветных. При позднем и плохом созревании плодов соцветия на своей вершине пролиферируют в вегетативный побег, который может ветвиться, укореняться и образовывать соцветие. Длинное соцветие, оканчивающееся облиственным побегом, наклоняется и закрепляется на почве корнями. Эта особенность проявляется в обеих известных популяциях *R. viaria*.

R. viaria имеет целый ряд сходных черт с видами рода *Rorippa*, представленными на северо-западе европейской части СССР. По форме плода *R. viaria* напоминает *R. austriaca* и *R. amphibia* (L.) Bess., по строению нектарников — *R. austriaca* и *R. sylvestris* (L.) Bess., деталями листьев — *R. austriaca* (имеет ушки), *R. sylvestris*, *R. anceps* и *R. palustris* (листья перисто-лопастные или перисто-рассеченные), а по форме цветков — *R. austriaca* и *R. amphibia*.

ЛИТЕРАТУРА

Васильченко И. Т. Род жерушник — *Rorippa* Scop. — В кн.: Флора СССР. Т. 8. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939, с. 135—141. — *Котов М. И.* Сем. *Brassicaceae* Burnett. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука, 1979, с. 30—148. — *Спасская Н. А.* Сем. *Cruciferae* Juss. — В кн.: Определитель высших растений северо-запада европейской части РСФСР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981, с. 183—204. — *Jonsell B.* Studies in the north-west european species of *Rorippa* s. str. — Symb. Bot. Upsal., 1968, vol. 19. 222 p. — *Jonsell B.* Taxonomy and distribution of *Rorippa* (*Cruciferae*) in the southern U. S. S. R. — Svensk Bot. Tidskr., 1973, Bd 67, Hf 3, S. 281—302. — *Valentine D. H. Rorippa* Scop. — In: Flora Europaea. Vol. 1. Cambridge, 1964, p. 283—284.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 XI 1985.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (571.53)

Е. В. Чечеткин

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ СТАНОВОГО НАГОРЬЯ

E. V. CZECZJOTKIN. A SUPPLEMENT TO THE FLORA OF THE STANOVOYE NAGORYE MOUNTAINS

Сообщаются сведения о 10 видах растений, ранее не указывавшихся для Станового нагорья.

С 1983 г. в Витимском государственном заповеднике (ВГЗ) проводится инвентаризация флоры сосудистых растений. Заповедник создан в 1982 г. на юго-востоке Бодайбинского р-на Иркутской обл. на границе с Бурятской АССР и Читинской обл. Согласно флористическому районированию Центральной Сибири («Флора Центральной Сибири», 1979), территория ВГЗ лежит в пределах района Станового нагорья. В настоящей статье Становое нагорье понимается в этом же объеме.

Флора района изучена недостаточно полно. За 2 года исследований (1983 и 1984) мы обнаружили растения, ранее не указывавшиеся для Станового нагорья. Ниже приводятся наиболее интересные из них.

В определении собранных растений помощь оказали сотрудники лаборатории систематики и флорогенетики Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО АН СССР (г. Новосибирск), в первую очередь Л. И. Малышев и Г. А. Пешкова. Автор благодарит их всех за помощь в работе.

Athyrium distentifolium Tausch ex Opiz — евразиатский вид. В Центральной Сибири встречается в Саянах, на Байкальском и Баргузинском хребтах; изолированные местопроизрастания известны на Верхне-Ангарском (р. Чая) и Северо-Муйском (р. Котера-Маскит) хребтах («Флора. . .», 1979; Иванова, Чепурнов, 1983). После значительного перерыва появляется на Дальнем Востоке. Наши сборы дополняют сведения о распространении этого вида в Восточной Сибири.

Оз. Орон, верховье горного ручья, по берегу, 1000 м над ур. м., 22 VIII 1983, № 431.[1]

Botrychium robustum (Rupr.) Underw. (*B. multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr. subsp. *robustum* (Rupr.) Clausen) — североазиатский вид. В Центральной Сибири встречается на южном побережье Байкала; единичные местонахождения известны на Среднесибирском плоскогорье и Байкало-Патомском нагорье (Иванова, 1981). Наша находка этого вида — вторая в Северо-Восточном Забайкалье.

Кордон Амалык, на лугу, 20 VI 1983, № 347.

Cinna latifolia (Trev.) Griseb. — циркумполярный вид. В Центральной Сибири весьма редок. Встречается на Среднесибирском плоскогорье, по берегам оз. Байкал и в Верхне-Ангарской долине («Флора. . .», 1979), а также на северо-востоке Читинской обл. в бассейне р. Тунгир (Цвелев, 1976). Мы приводим еще одно местонахождение этого вида.

Верховье р. Амалык, на каменистых россыпях по берегу, 4 VIII 1984, № 213.

---

[1] Этот и все ниже указанные образцы собраны Е. В. Чечеткиным, М. Д. Барышниковой, Н. В. Задохиной и С. В. Ивановой на территории Витимского государственного заповедника, расположенного в Бодайбинском р-не Иркутской обл.

Elymus macrourus (Turcz.) Tzvel. — циркумполярный вид. В Центральной Сибири известен лишь с верхнего течения р. Лены (дер. Курейка) и из Верхне-Ангарской долины («Флора. . .», 1979). Сбор из ВГЗ дополняет сведения о распространении вида в регионе.

Верховье р. Амалык, на каменистых россыпях по берегу, 4 VIII 1984, № 208.

Allium maximowiczii Regel — восточно-азиатский вид. В Центральной Сибири встречается в Южном Забайкалье, доходя на севере до Еравнинского р-на Бурятской АССР («Флора. . .», 1979). В ВГЗ вид произрастает на 400 км севернее своего основного ареала и является обычным растением сырых лугов и песчаных берегов р. Витим.

Кордон Амалык, на лугу, 11 VII 1983; кордон Орон, на лугу, 24 VII 1983, № 324; оз. Орон, на опушке заболоченного леса, 2 VII 1983, № 325; Оронское лесничество, берег р. Витим близ шиверы Американка, по берегу, 31 VII 1983, № 326.

Pseudostellaria rupestris (Turcz.) Pax — южно-сибирский вид. В Забайкалье известен лишь с рек Олня-Западная, Могой Муйский, Малые Корпусы, Аргода («Флора. . .», 1979). В ВГЗ находится самое северное из известных в Центральной Сибири место произрастания этого вида.

Оз. Орон, в березняке на затененных каменистых россыпях, 1 VII 1983, № 138; долина р. Амалык в 16 км выше устья, на каменистых обнажениях, 29 VI 1984, № 37.

Subularia aquatica L. — циркумполярный вид, весьма редкий в Центральной Сибири. Единичные сборы известны из Северо-Байкальского р-на Бурятской АССР и Казачинско-Ленского и Мамско-Чуйского районов Иркутской обл. (Иванова, 1979; Азовский, 1981). Мы приводим еще одно местонахождение вида.

Оз. Орон, в воде, 1 IX 1983, № 656; там же, на затопляемом берегу озера в 2 км выше кордона, 2 IX 1984, № 247.

Cnidium monnieri (L.) Cuss. — восточно-азиатский вид. Приурочен к южному побережью Байкала (пос. Култук) и южным районам Забайкалья («Флора. . .», 1979). Указывается также для Алданского, Центрально-Якутского и Верхне-Ленского районов Якутской АССР («Определитель. . .», 1974). Наша находка — первая на севере Забайкалья. В ВГЗ и Якутии этот вид, очевидно, заносный, так как произрастает близ жилья человека.

Урочище Канаковка, на лугу, 31 VII 1983, № 9; кордон Амалык, на лугу, 18 VIII 1983.

Mentha dahurica Benth. — восточно-азиатский вид. Растет в Даурии и на юге Дальнего Востока («Флора. . .», 1979; Ворошилов, 1982). Обособленно встречается в окрестностях г. Витим Якутской АССР («Определитель. . .», 1974). В Гербарии им. М. Г. Попова (г. Новосибирск) хранится сбор из Муйской долины: Бурятская АССР, Муйская долина, с. Баргалино, кочковатый луг, 26 VI 1979, собр. Г. Горохова, опр. Н. С. Водопьянова. Сбор из ВГЗ дополняет сведения о встречаемости вида к северу от основного ареала.

Кордон Амалык, на лугу, 11 VIII 1984, № 202.

Omalotheca norvegica (Gunn.) Sch. Bip. et F. Schultz (*Gnaphalium norvegicum* Gunn.) — циркумполярный арктоальпийский вид с дизъюнктивным ареалом. В Центральной Сибири встречается в Саянах, на Байкальском и Баргузинском хребтах («Флора. . .», 1979); после значительного перерыва появляется на Байкало-Патомском нагорье (Иванова, 1979, 1981). Сборы из ВГЗ дополняют сведения о распространении вида в Северо-Восточном Забайкалье.

Оз. Орон, на юго-восточном щебнистом склоне, 1000 м над ур. м., 20 VIII 1983, № 53.

Перечисленные выше сборы хранятся в гербарии ВГЗ, дубликаты — в Гербарии им. М. Г. Попова (Новосибирск).

ЛИТЕРАТУРА

Азовский М. Г. Находки редких для Восточной Сибири прибрежно-водных и водных растений по трассе Байкало-Амурской магистрали. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 8, с. 1218—1220. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука,

1982. 672 с. — *Иванова М. М.* Находки во флоре северо-восточной части Иркутской области (Мамско-Чуйский район). — Бот. журн., 1979, т. 64, № 8, с. 1168—1174. — *Иванова М. М.* Находки во флоре Байкало-Патомского нагорья. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 3, с. 447—455. — *Иванова М. М., Чепурнов А. А.* Флора западного участка районов освоения БАМ. Новосибирск: Наука, 1983. 224 с. — *Определитель* высших растений Якутии. Новосибирск: Наука, 1974. 544 с. — *Флора* Центральной Сибири. Т. 1, 2. Новосибирск: Наука, 1979. 1048 с. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Витимский государственный заповедник,
Бодайбо Иркутской обл.

Получено 1 VII 1985.

УДК 005 : 576.16 : 582.734 (479.2)

Бот. журн., т. 71, № 11

Т. А. Касумова

ДВА НОВЫХ ВИДА РОДА *CRATAEGUS* (*ROSACEAE*) ДЛЯ ЗАКАВКАЗЬЯ

T. A. KASUMOVA THE TWO NEW SPECIES OF THE GENUS *CRATAEGUS* (*ROSACEAE*) FROM TRANS-CAUCASUS

В результате обработки гербарного материала по боярышникам, собранного автором в северо-западных районах Азербайджанской ССР, выявлены виды *Crataegus pallasii* и *C. monogyna*, которые впервые приводятся для Закавказья.

При изучении видов рода *Crataegus* L. мы выявили из северо-западной части Азербайджанской ССР 2 новых вида боярышника — *C. pallasii* Griseb. и *C. monogyna* Jacq., которые ранее не приводились для Закавказья.

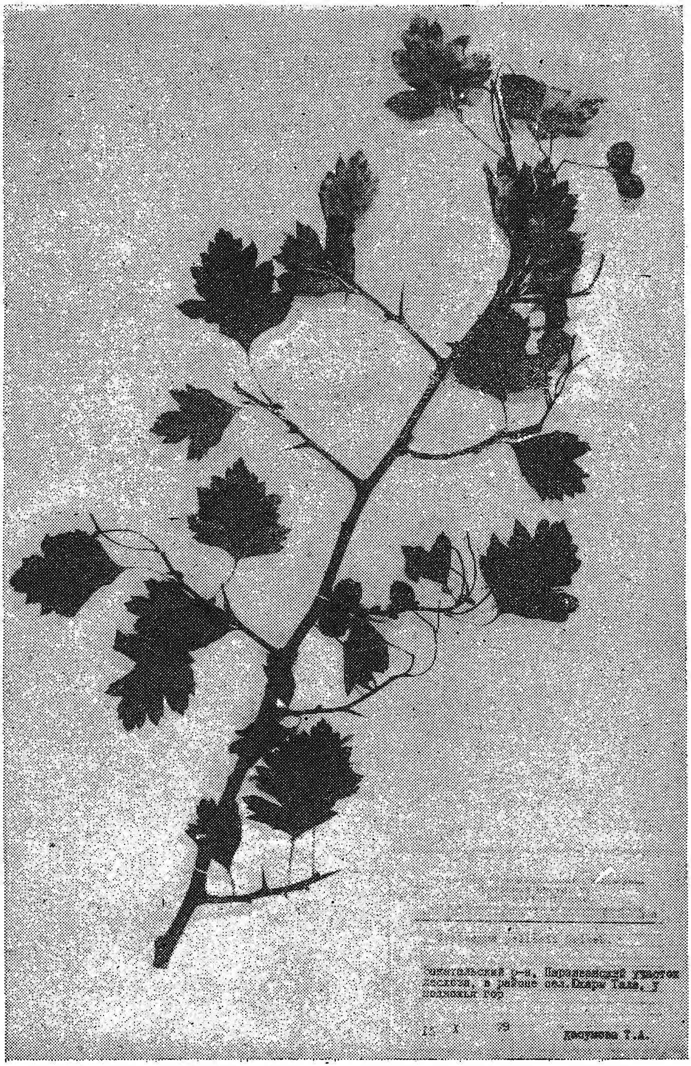
C. pallasii в пределах Кавказа до сих пор приводился только для Дагестана и Таманского п-ова (Пояркова, 1929, 1947, 1950). Материалы, собранные нами в Закатальском р-не, оказались идентичными с *C. pallasii*, что послужило основанием для расширения ареала этого вида до Закавказья.

Местонахождение: Закатальский р-н, сел. Юхары Тала, Парзиванский участок, подножие южного склона, опушка грабово-дубового леса, 15 X 1979, пл., Т. А. Касумова (рис. 1).

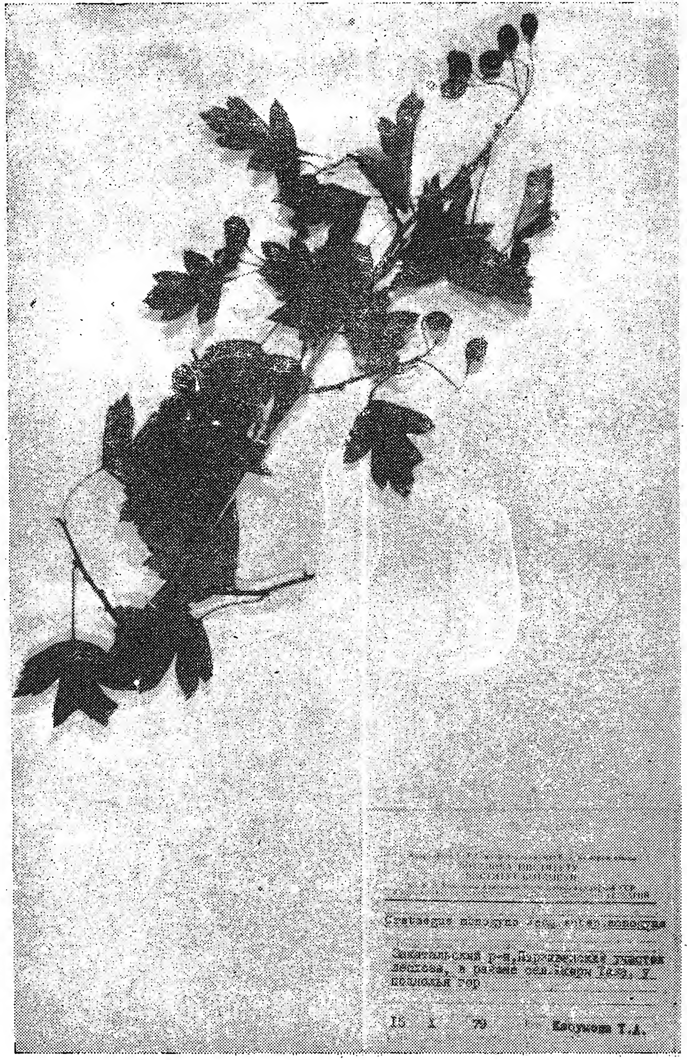
C. monogyna — очень полиморфный вид, в пределах которого различается ряд внутривидовых таксонов. При тщательном изучении собранных нами гербарных образцов было установлено их сходство с *C. monogyna* Jacq. subsp. *monogyna*. Гербарные образцы этого вида мы собирали одновременно с предыдущим видом, там же и в той же фазе (рис. 2).

До настоящего времени этот вид на Кавказе приводился только для Западного Предкавказья.

А. А. Гроссгейм (1934) указывает *C. monogyna* для советского Азербайджана (Ганджа, Ленкорань, Карабах). Однако, как выяснилось позднее, под этим названием оказались экземпляры, относящиеся к *C. curvisepala* Lindm. (*C. kyrtostyla* auct.). В последующих публикациях Гроссгейм (1949, 1952) для этих пунктов приводит только *C. curvisepala*. В свое время А. И. Пояркова (1939) указывала на то, что *C. monogyna* часто путают с *C. curvisepala*, для которого характерны темно-зеленые листья, от середины или от основания пильчатые, плоды красные, эллипсоидальные, чашелистики при плодах узкие, длиннозаостренные. Азербайджанские экземпляры *C. monogyna* четко отличаются от *C. curvisepala* и имеют листья темнооливково-зеленого цвета, сверху лоснящиеся, с цельными краями или близ вершины (редко от середины) с немногими зубцами, широкоэллипсоидальные темные плоды, чашелистики при плодах широкотреугольные.



← Рис. 1. *Crataegus pallasii.*



→ Рис. 2. *Crataegus monogyna.*

ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 4. Баку: Изд-во Азерб. отд. Закавк. фил. АН СССР, 1934. 342 с. — *Гроссгейм А. А.* Определитель растений Кавказа. М.: Сов. наука, 1949. 748 с. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа / Изд. 2-е. Т. 5. Баку: Изд-во АзФАН СССР, 1952. 453 с. — *Пояркова А. И.* Род боярышник — *Crataegus* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 9. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939, с. 416—468, 499—510. — *Пояркова А. И.* Дополнение к флоре боярышников Советского Союза. — В кн.: Рефераты науч.-исслед. работ за 1945 г. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947, с. 27—34. — *Пояркова А. И.* Второе дополнение к флоре боярышников Советского Союза. — Бот. мат. (Ленинград), 1950, т. 12, с. 108—111. — *Прилипко Л. И.* Род *Crataegus* L. — В кн.: Флора Азербайджана. Т. 5. Баку: Изд-во АН АзССР, 1954, с. 66—78. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Институт ботаники АН АзССР,
Баку.

Получено 23 V 1984.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 577.4

А. С. Алексеев, Н. И. Лайранд, Б. Г. Поповичев, А. А. Яценко-Хмелевский

ПРОГНОЗ СОСТОЯНИЯ ДРЕВОСТОЕВ, ПОДВЕРЖЕННЫХ ТОКСИЧЕСКОМУ ДЕЙСТВИЮ АТМОСФЕРНЫХ ЗАГРЯЗНИТЕЛЕЙ

A.S. ALEKSEYEV, N.I. LAIRAND, B.G. POPOVITCHEV, A.A. YATSENKO-KHMELEVSKY. THE PROGNOSIS OF THE FOREST STAND CONDITION SUBJECTED TO THE TOXIC ACTION OF THE ATMOSPHERIC POLLUTANTS

На основе теории марковских цепей разработана математическая модель процессов ослабления и деградации древостоев под воздействием загрязнения атмосферы пылью синтетических моющих средств. Основу расчетов по модели составляют материалы ежегодного учета состояния еловых древостоев на постоянных пробных площадях в зоне промышленного загрязнения, проводившихся в течение 1981—1985 гг. Состояние древостоя характеризуется распределением его общей численности по стандартной шестибалльной шкале категорий состояния. Эти материалы позволяют оценить вероятности переходов деревьев насаждений из одного состояния в другое и изучить реакцию древостоя в целом на внешнее антропогенное воздействие в точной, количественной форме. Модель позволяет давать оценку и прогноз состояния древесных насаждений, а также может быть использована при разработке норм предельно допустимого загрязнения атмосферы.

Выбор оптимальной стратегии хозяйственной деятельности в лесных фитоценозах, находящихся под воздействием загрязнений, должен базироваться на экологической информации о количественных и качественных изменениях в структуре древостоев на основе длительных рядов наблюдений.

В качестве объекта прогнозирования были выбраны чистые и смешанные древостои ели II—IV—VI классов возраста, которые, начиная с 1980 г., испытывают систематическое воздействие пылевых выбросов синтетических моющих средств (СМС) завода бытовой химии г. Тосно (Ленинградская обл.). Для длительных наблюдений за изменением состояния этих древостоев использовали постоянные пробные площади (6) в 3-километровой зоне от источника выбросов. Длина ее наибольшего радиуса лимитирована распределением токсических концентраций пыли СМС. Существенной деталью, характеризующей район исследований, является отсутствие посторонних источников атмосферных выбросов, что позволяет ставить в прямую связь ухудшение состояния древостоев с действием пыли СМС.

Пробные площади расположены в направлении на северо-восток на расстоянии 0.5, 0.6, 0.9, 1.5 и 2.8 км от источника и плюс еще одна пробная площадь на расстоянии 0.5 км к юго-западу. Состояние деревьев в насаждениях оценивалось в баллах в соответствии с инструкцией «Санитарные правила в лесах СССР» (1970 г.).

За период наблюдений 1981—1984 гг. выявлено, что наибольшей чувствительностью к действию пыли СМС обладают древостои ели, поэтому оценка их состояния явилась необходимым пунктом для математического моделирования динамики фитоценозов и экологического прогноза.

Прогноз состояния еловых древостоев производили с помощью специальной математической модели. Матричные модели имеют широкое применение в экологии для описания и количественного анализа таких процессов, как динамика численности популяций с возрастной структурой, распределение древесных растений по размерным классам, круговорот питательных веществ в экосистемах и др. (Свирежев, Логофет, 1978; Джефферс, 1981). Все они восходят к классической модели Лесли, описывающей динамику популяции. Мы используем аналогичный подход к анализу древостоя под воздействием атмосферного загрязнения. Состояние древостоя оценивается через распределение общего числа деревьев насаждения по шести категориям состояния (Алексеев, 1982).

Воздействие любых внешних или внутренних факторов проявляется в перемещениях деревьев из категории в категорию, и их точный количественный анализ даст возможность оценить интенсивность реакции древостоя на воздействие. В этом случае, если отсутствуют пополнение общей численности деревьев в насаждении и их выбытие из его состава, а именно такой случай мы и рассматриваем, баланс числа организмов насаждения по категориям состояния имеет следующий вид

$$m_j(t+1) = m_j(t) + \sum_{\substack{i=1\\ i\neq j}}^{6} m_{ij}(t) - \sum_{\substack{i=1\\ i\neq j}}^{6} m_{ji}(t), \tag{1}$$

где $m_j(t)$ — число деревьев, находящихся в момент времени t в категории состояния j; $m_{ij}(t)$ — число деревьев, перешедших из категории состояния i в категорию состояния j к моменту времени $t+1$. Пусть

$$m_{jj}(t) = m_j(t) - \sum_{\substack{i=1\\ i\neq j}}^{6} m_{ji}(t),$$

тогда уравнение (1) принимает простой вид

$$m_j(t+1) = \sum_{i=1}^{6} m_{ij}(t). \tag{2}$$

Процессы перемещения деревьев из состояния в состояние имеют стохастическую природу и поэтому могут быть описаны лишь в среднем. Пусть p_{ij} — вероятность перехода из состояния i в состояние j, тогда баланс средних численностей организмов по категориям состояния имеет вид

$$\bar{m}_j(t+1) = \sum_{i=1}^{6} \bar{m}_i(t)\, p_{ij} \tag{3}$$

или в векторно-матричных обозначениях

$$\bar{m}(t+1) = \bar{m}(t)\, P; \tag{4}$$

здесь $\bar{m}(t)$ — шестимерный вектор средних численностей деревьев по категориям состояния; P — матрица переходных вероятностей, элементами которой являются величины p_{ij}. Таким образом, если известна матрица P и вектор $\bar{m}(0)$ — распределения общей численности деревьев насаждения по категориям состояния в начальный момент времени, то можно оценить такое распределение в любой последующий момент

$$\bar{m}(t) = \bar{m}(0)\, P^t. \tag{5}$$

Элементы матрицы могут быть оценены на основе учета деревьев по категориям состояния за ряд последующих лет. Их величины по шести пробным площадям представлены в табл. 1.

Нулевая первая строка матрицы P_1 имеет место потому, что к моменту наблюдений деревьев первой категории состояния на этой пробной площади уже не было.

Обычно анализ матричной модели предполагает определение собственных чисел и векторов соответствующей матрицы, особенно информативны максимальное собственное число и соответствующий ему собственный вектор. Однако в нашем случае они не имеют такого значения в связи с тем, что среди состояний, по которым перемещаются деревья, есть так называемое поглощающее для каждой пробной площади. Попав в это состояние, дерево уже не может его

ТАБЛИЦА 1

Матрицы переходных вероятностей (по данным за 1981—1984 гг.)

№ категории состояния	P_1						P_2					
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.64	0.36	0.00	0.00	0.00	0.00
2	0.00	0.18	0.68	0.14	0.00	0.00	0.00	0.59	0.35	0.06	0.00	0.00
3	0.00	0.00	0.06	0.66	0.28	0.00	0.00	0.00	0.49	0.45	0.06	0.00
4	0.00	0.00	0.00	0.55	0.25	0.20	0.00	0.00	0.00	0.75	0.25	0.00
5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.09	0.91	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.95
6	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00

	P_3						P_4					
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
1	0.85	0.15	0.00	0.00	0.00	0.00	0.91	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00
2	0.00	0.93	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.97	0.03	0.00	0.00	0.00
3	0.00	0.00	0.82	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00
4	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00
5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.98	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00
6	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00

	P_5						P_6					
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
1	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.45	0.48	0.07	0.00	0.00	0.00
2	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.80	0.20	0.00	0.00	0.00
3	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.81	0.19	0.00	0.00
4	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.80	0.20	0.00
5	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
6	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00

покинуть, т. е. если состояние i поглощающее, то $p_{ii}=1$. Все остальные состояния будут переходными, и с течением времени все деревья рано или поздно попадут в поглощающие категории состояния (табл. 2)

Анализ номеров поглощающих состояний по пробным площадям дает нам следующую информацию: на площадях № 1, 2 и 6 древостои будут полностью разрушены, так как все деревья перейдут в шестую категорию состояния, на пробной площади № 5 древостой не изменяется с течением времени, на площади № 4 всю численность насаждения поглотит третья категория состояния, на площади № 3 численность древостоя распределится между четвертой и шестой категориями состояния, что также говорит о его полном распаде.

Представляет интерес определение времени перехода деревьев в поглощающее состояние, т. е. во многих случаях времени разрушения насаждения под воздействием атмосферных загрязнений. Это можно сделать, зная элементы матрицы P, предварительно предположив, что они не изменяются. Содержательно это предположение означает неизменность в целом во времени интенсивности антропогенного воздействия и с известными оговорками может быть принято. Из табл. 2 видно, что матрицы P имеют следующую структуру (или приводятся к ней простой перестановкой столбцов и строк)

$$P=\left[\begin{array}{c:c} Q & R \\ \hdashline 0 & I \end{array}\right],$$

где Q — подматрица вероятностей миграции из одного переходного состояния в другое; R — подматрица вероятностей переходов из переходных состояний в поглощающие, 0 — подматрица из нулей, I — единичная подматрица. Пусть n_{ij} — среднее число шагов до попадания из состояния с номером i в непоглощающее состояние с номером j; пусть далее $N = \| n_{ij} \|$ — матрица, составленная из элементов n_{ij}; тогда можно показать (Кемени, Снелл, 1970), что

$$N = (I - Q)^{-1}. \tag{6}$$

ТАБЛИЦА 2

Номера поглощающих категорий состояний по пробным площадям

№ пробной площади	№ поглощающей категории состояния
1	6
2	6
3	4, 6
4	3—6
5	1—6
6	6

Нас интересует число шагов до попадания из данного переходного состояния в первое поглощающее — τ,

$$\tau = N\xi, \tag{7}$$

где $\xi = (1, 1, \ldots 1)$. В табл. 3 приведены результаты расчетов матриц N, векторов τ, а также среднего квадратичного отклонения числа шагов до попадания в поглощающее состояние $\sqrt{\tau_1}$.

В табл. 3 отсутствуют данные по пробной площади № 5, это связано с тем, что на ней все категории состояния деревьев поглощающие, а переходных просто нет, поэтому на данной пробной площади состояние древостоя со временем не изменяется.

Учитывая тот факт, что длительность по времени одного шага равна одному году (это является следствием того, что исходные матрицы переходных вероятностей дают информацию о частотах переходов деревьев из состояния в состояние за год), мы можем на основании данных табл. 3 оценить, во-первых, среднее время пребывания деревьев в каждом из переходных состояний, во-вторых, среднее время на перемещение между любыми двумя переходными состояниями,

ТАБЛИЦА 3

Матрицы средних чисел шагов пребывания в переходных состояниях N и векторы средних чисел шагов до попадания из данного в первое поглощающее состояние τ

№ пробной площади	№ категории состояния	Матрицы N					Векторы τ	Векторы $\sqrt{\tau_1}$
1		2	3	4	5			
	2	1.22	0.88	1.67	0.73		4.50	1.79
	3	0.00	1.06	1.56	0.75		3.37	1.70
	4	0.00	0.00	2.22	0.61		2.83	1.75
	5	0.00	0.00	0.00	1.10		1.10	0.33
2		1	2	3	4	5		
	1	2.78	2.44	1.67	3.60	1.05	11.54	4.75
	2	0.00	2.44	1.67	3.60	1.05	8.76	4.20
	3	0.00	0.00	1.96	3.53	1.05	6.54	3.76
	4	0.00	0.00	0.00	4.00	1.05	5.05	3.47
	5	0.00	0.00	0.00	0.00	1.05	1.05	0,22
3		1	2	3				
	1	6.67	14.28	5.55			26.50	15.90
	2	0.00	14.28	5.55			19.83	14.66
	3	0.00	0.00	5.55			5.55	5.02
4		1	2					
	1	11.11	33.33				44.44	34.49
	2	0.00	33.33				33.33	32.83
6		1	2	3	4			
	1	1.82	4.36	5.26	5.00		16.44	8.01
	2	0.00	5.00	5.26	5.00		15.26	7.90
	3	0.00	0.00	5.26	5.00		10.26	6.51
	4	0.00	0.00	0.00	5.00		5.00	4.47

в-третьих, среднее время, за которое деревья перемещаются из любого переходного состояния в первое поглощающее. Анализ этих величин дает ценную информацию о скорости, а следовательно, и интенсивности разрушения древостоев на различных пробных площадях. Так, мы видим, что наиболее интенсивно разрушается древостой на пробной площади № 1: деревья из наилучшей для нее второй категории состояния попадают в шестую за 4.50±1.79 лет. На пробной площади № 2 здоровые деревья попадают в шестую категорию состояния за 11.54±4.75 лет, на площади № 6 это время равно 16.44±8.01 лет. Древостои на этих пробных площадях обречены на полное разрушение при данном уровне загрязнения атмосферного воздуха. Древостой на пробной площади № 3 разрушается гораздо медленнее: здоровые деревья попадут в четвертую (поглощающую) для данной площади категорию состояния за 26.50±±15.90 лет. На пробной площади № 4 древостой, можно сказать, ослабляется, а не разрушается, так как поглощающей является третья категория состояния и среднее время перехода в нее здоровых деревьев значительно — 44.44 года. Древостой на пробной площади № 5 не изменяется при данном уровне атмосферного загрязнения. Отметим, что для пробных площадей № 3 и 4 высока величина среднего квадратического отклонения времени перехода в поглощающее состояние, что говорит о высокой неопределенности течения процессов ослабления этих древостоев и порождено их промежуточным положением между быстроразрушающимися древостоями пробных площадей № 1 и 2 и не изменяющимся — на пробной площади № 5.

В нашем случае оказалось, что скорость разрушения древостоев по пробным площадям прямо зависит от их расстояния от источника выбросов, и в принципе такой вывод можно было бы сделать без использования математической модели. Однако с помощью модели мы получили результат в точной количественной форме, кроме этого, при другом расположении пробных площадей относительно источника выбросов, ином характере господствующих ветров и более сложном рельефе местности общая картина не была бы такой очевидной.

Полученные данные по прогнозу состояния древостоев могут быть использованы для обоснования норм предельно допустимого воздействия загрязнений атмосферы на лес. По нашему мнению предельно допустимым нужно считать такое воздействие, при котором древостой не изменяет своего состояния в обозримой перспективе или изменяет его очень медленно. В нашем случае такому требованию удовлетворяет уровень загрязнения атмосферного воздуха на пробной площади № 5.

В заключение можно сделать следующие выводы:

1. Предложенный в статье метод прогноза состояния древостоев в условиях загрязнения атмосферы в принципе позволяет анализировать процессы ослабления и разрушения древостоев, получать данные о скорости и интенсивности таких процессов в сопоставимой количественной форме.

2. Результаты прогноза состояния древостоев на перспективу могут быть использованы для разработки лесохозяйственных и технологических мероприятий по сохранению древесных насаждений, функционирующих в зонах загрязнения, а также для обоснования норм предельно допустимого воздействия загрязнений атмосферы на лес.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев В. А. Влияние атмосферных загрязнений на лесные экосистемы: оценка состояния лесов. — В кн.: Взаимодействие между лесными экосистемами и загрязнениями: Тр. Советско-Американского симпозиума по проекту 02.03.21. Таллин, 1982, с. 36—39. — *Джефферс Дж.* Введение в системный анализ: применение в экологии. М.: Мир, 1981. 256 с. — *Кемени Дж.*, *Снелл Дж.* Конечные цепи Маркова. М.: Наука, 1970. 272 с. — *Свирежев Ю. М.*, *Логофет Д. О.* Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.

Ленинградская лесотехническая
академия.

Получено 24 I 1986.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576. 316.7 : 582 (571.6)

Н. С. Пробатова, А. П. Соколовская

ЧИСЛА ХРОМОСОМ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ С ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА СССР

N. S. PROBATOVA, A. P. SOKOLOVSKAYA. CHROMOSOME NUMBERS OF THE VASCULAR PLANTS FROM THE FAR EAST OF THE USSR

Alismataceae

Alisma canaliculatum A. Br. et Bouche, **2n=28**. Курильские острова, о. Кунашир, близ пос. Горячий Пляж в 5—6 км к западу от Южно-Курильска, Н. Цвелев, 1984 г., № 6526 (122), VLA, LE.

Alliaceae

Allium angulosum L. (определение В. Ю. Баркалова), **2n=32**. Амурская обл., Сковородинский р-н, окр. пос. Игнашино, р. Томача, Э. Бойко, В. Старченко, 1981 г., № 6021, VLA.

A. senescens L., **2n=16**. Приморский край, Хорольский р-н, окр. с. Ново-Бельмановка, Н. Пробатова, 1980 г., № 5779, VLA.

A. spirale Willd., **2n=32**. Приморский край, зал. Петра Великого, о. Попова, пролив Старка, Н. Пробатова, 1977 г., № 4811, VLA.

Apiaceae

Angelica maximowiczii (Fr. Schmidt) Benth. ex Maxim., **2n=44**. Хабаровский край, Верхнебуреинский р-н, окр. пос. Чегдомын, Н. Пробатова, 1976 г., № 4648, VLA.

Bupleurum scorzonerifolium Willd., **2n=24**. Амурская обл., 18 км к востоку от г. Шимановска, окр. ж.-д. ст. Селеткан, Н. Пробатова, 1976 г., № 4658, VLA.

Cnidium monnieri (L.) Cuss., **2n=20**. Хабаровский край, левобережье Амура против Хабаровска, окр. ж.-д. ст. Приамурская, Н. Пробатова, 1976 г., № 4570, VLA.

Araliaceae

Aralia cordata Thunb., **2n=24**. Сахалин, Долинский р-н, окр. пос. Остромысовка, А. Соколовская, 1957 г., № 177, LECB.[1]

Aristolochiaceae

Asarum heterotropoides Fr. Schmidt, **2n=26**. Сахалин, Анивский р-н, окр. пос. Ново-Александровск, А. Соколовская, 1957 г., LECB.

Asparagaceae

Maianthemum intermedium Worosch., **2n≈60**. Приморский край, г. Владивосток, 13-й км. А. Соколовская, 1962 г., № 232, LECB; **2n=65—70**. Окр. Владивостока, А. Соколовская, 1959 г., № 45, LECB.

---

[1] Повторное изучение препарата показало 2n=24, вместо указанного ранее (Соколовская, 1960) числа 2n=28—30.

Berberidaceae

Berberis amurensis Rupr., **2n=28.** Приморский край, Надеждинский р-н, окр. пос. Таежный в 7 км от ж.-д. ст. Кипарисово, Н. Пробатова, 1984 г., № 6434, VLA; **2n=42.** Приморский край, окр. г. Владивостока, долина р. Лянчихе на п-ове Муравьева-Амурского, А. Соколовская, 1962 г., № 103, LECB.

Capparaceae

Polanisia dodecandra (L.) DC. var. *trachysperma* (Torr. et Gray) Iltis, **2n=20.** Приморский край, Октябрьский р-н, окр. с. Чернятина, Н. Павлова, 1983 г., № 6562, VLA.

Clusiaceae

Hypericum attenuatum Choisy, **2n=16.** Приморский край, Октябрьский р-н, окр. с. Фадеевка, Н. Пробатова, 1984 г., № 6422, VLA.

Triadenum japonicum (Blume) Makino, **2n=36.** Приморский край, зал. Петра Великого, о. Путятина, заболоченный берег оз. Гусиного, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1982 г., № 6564, VLA.

Colchicaceae

Zigadenus sibiricus (L.) A. Gray, **2n=32.** Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Дальнегорска, Партизанская падь, верховье ключа Мраморного, Н. Пробатова, Г. Гуларьянц, 1985 г., № 6569, VLA.

Commelinaceae

Commelina communis L., **2n≈48.** Приморский край, Хорольский р-н, окр. с. Ново-Бельмановка, Н. Пробатова, 1980 г., № 5784, VLA.

Convolvulaceae

Calystegia dahurica (Herb.) Choisy, **2n=22.** Приморский край, Октябрьский р-н, окр. с. Фадеевка, берег р. Раздольной, Н. Пробатова, 1984 г., № 6377, VLA.

Ipomoea hederacea (L.) Jacq., **2n=30.** Приморский край, Уссурийский р-н, окр. с. Кондратеновка, Т. Буч, В. Швыдкая, 1976 г., № 6481, VLA, MHA.

I. purpurea (L.) Roth, **2n=30.** Приморский край, г. Владивосток, на пустыре в Академгородке, Н. Пробатова, 1984 г., № 6441, VLA.

Elatinaceae

Elatine americana (Pursh) Arn., **2n=70—72.** Приморский край, Дальнегорский р-н, окраина пос. Рудная Пристань, лагуна близ устья р. Рудной, Н. Пробатова, Г. Гуларьянц, 1985 г., № 6575, VLA.

Euphorbiaceae

Acalypha australis L., **2n=42.** Приморский край, Надеждинский р-н, сорное в пос. Тавричанка, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1984 г., № 6462, VLA.

Euphorbia humifusa Schlecht., **2n=22.** Приморский край, Хорольский р-н, окр. с. Ново-Бельмановка, Н. Пробатова, 1980 г., № 6472, VLA.

Phyllanthus ussuriensis Rupr. et Maxim., **2n≈52.** Приморский край, Черниговский р-н, 12 км от Черниговки к Вадимовке, пойма р. Илистой, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1979 г., № 5591, VLA.

Securinega suffruticosa (Pall.) Rehd., **2n=26.** Приморский край, Лазовский р-н, Лазовский заповедник, окр. кордона Беневка, А. Таран, 1984 г., № 6527, VLA.

Fabaceae

Astragalus marinus Boriss., **2n=16, 32.** Приморский край, зал. Петра Великого, о. Попова, пролив Старка, Н. Пробатова, 1980 г., № 5761, VLA.

A. tumninensis N. S. Pavlova et Bassargin, **2n=96.** Приморский край, Пожарский р-н, отроги горы Соболинки (система Сихотэ-Алиня), высота 1500 м над ур. м., И. Вышин, 1981 г., № 6336, VLA.

Oxytropis charkeviczii Vyschin, **2n=16.** Приморский край, Тернейский р-н, отроги горы Граничной (средний Сихотэ-Алинь), на высоте 1600 м над ур. м., И. Вышин, 1980 г., № 6335, VLA.

Trifolium lupinaster L., **2n=32.** Хабаровский край, Ульчский р-н, юго-восточный берег оз. Удыль в 25 км от устья протоки Ухта, бухта Большая, Н. Пробатова, А. Соколовская, 1981 г., № 5921, VLA.

T. pacificum Bobr., **2n=32.** Приморский край, зал. Петра Великого, о. Попова, пролив Старка, Н. Пробатова, 1977 г., № 4810, VLA.

Vicia ohwiana Hosokawa (*V. unijuga* var. *apoda* Maxim.), **2n=12.** Приморский край, г. Владивосток, в районе Второй Речки, Н. Павлова, 1984 г., № 6501, VLA.

Lamiaceae

Agastache rugosa (Fisch. et Mey.) O. Kuntze, **2n=18.** Приморский край, Надеждинский р-н, окр. пос. Тавричанка, близ устья р. Раздольной, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1984 г., № 6470, VLA.

Mosla dianthera (Roxb.) Maxim., **2n=18.** Там же, № 6479, VLA.

Malvaceae

Malva mauritiana L., **2n=42.** Приморский край, зал. Петра Великого, о. Путятина, в поселке рыбокомбината на пустыре, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1982 г., № 6333, VLA.

M. mohileviensis Downar, **2n=84.** Приморский край, Уссурийский р-н, с. Ново-Никольское, ферма совхоза «Коммунар», Т. Буч, В. Швыдкая, 1984 г., № 6482, VLA.

M. parviflora L., **2n=42.** Приморский край, Уссурийский р-н, окр. фермы учхоза сельхозтехникума близ. г. Уссурийска, Т. Буч, 1981 г., № 6518, VLA.

M. pusilla Smith, **2n=42.** Приморский край, Уссурийский р-н, у сельхозфермы близ с. Раковка, Г. Шелковникова, 1975 г., № 6308, VLA.

Sida spinosa L., **2n=14.** Приморский край, Уссурийский р-н, у дороги близ с. Кондратеновка, Т. Буч, Г. Шелковникова, 1976 г., № 6519, VLA.

Menispermaceae

Menispermum dauricum L., **2n=52—54.** Приморский край, Надеждинский р-н-6 км от пос. Тавричанка, берег р. Раздольной близ устья, Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1984 г., № 6533, VLA.

Paeoniaceae

Paeonia oreogeton S. Moore (*P. vernalis* Mandl), **2n=10.** Приморский край, окр. г. Владивостока, 19-й км, А. Соколовская, 1962 г., № 145, LECB.[2]

Papaveraceae

Chelidonium asiaticum (Hara) Krachulcova, **2n=10.** Приморский край, окр. г. Владивостока, 3 км к северу от ж.-д. ст. Угольная, Н. Пробатова, 1977 г., № 4670, VLA.

Pontederiaceae

Monochoria korsakowii Regel et Maack, **2n=48.** Приморский край, Ханкайский р-н, в заводи оз. Ханка, Н. Гурзенков, А. Соколовская, 1962 г., № 387, LECB.[3]

---

[2] Этот образец ранее был определен как *P. obovata* (Соколовская, 1966).

[3] Для этого образца ранее было ошибочно указано 2n=52 (Соколовская, 1966).

Potamogetonaceae

Potamogeton pectinatus L.,[4] **2n≈66**. Приморский край, Дальнегорский р-н, окраина пос. Рудная Пристань, протока р. Рудной близ ее устья, Н. Пробатова, Г. Гуларьянц, 1984 г., № 6391, VLA.

P. perfoliatus L., **2n=78**. Приморский край, Дальнегорский р-н, окраина пос. Рудная Пристань, протока р. Рудной близ ее устья, Н. Пробатова, Г. Гуларьянц, 1984 г., № 6392, VLA.

P. richardsonii (A. Benn.) Rydb. (*P. sachalinensis* (Lévl.) Lévl.), **2n=26**. Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Рудная Пристань, лагуна в устье р. Рудной, Н. Пробатова, Г. Гуларьянц, 1985 г., № 6576, VLA.

P. tenuifolius Rafin., **2n=52**. Приморский край, Дальнегорский р-н, окраина пос. Рудная Пристань, протока р. Рудной близ ее устья, Н. Пробатова, Г. Гуларьянц, 1984 г., № 6393, VLA.

Rutaceae

Phellodendron amurense Rupr., **2n≈80**. Приморский край, г. Владивосток, мыс Чуркина, Э. Рудыка, 1977 г., № 4666, VLA.

Scrophulariaceae

Mimulus tenellus Bunge, **2n=32**. Приморский край, Надеждинский р-н, окр. пос. Таежный, в 7 км от ж.-д. ст. Кипарисово, Н. Пробатова, 1984 г., № 6384, VLA.

Pennellianthus frutescens (Lamb.) Crosswhite, **2n=40**. Камчатка, подножье Авачинского вулкана, на высоте около 900 м над ур. м., Н. Пробатова, Э. Рудыка, 1982 г., № 6064, VLA.

ЛИТЕРАТУРА

Соколовская А. П. Географическое распространение полиплоидных видов растений. (Исследование флоры о. Сахалина). — Вестн. ЛГУ, 1960, сер. биол., вып. 4, № 21, с. 42—58. — *Соколовская А. П.* Географическое распространение полиплоидных видов растений. Исследование флоры Приморского края. — Вестн. ЛГУ, 1966, сер. биол., вып. 1, № 3, с. 92—106.

Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток,
Ленинградский
государственный университет.

Получено 27 I 1986.

УДК 576.316.7 : 582.4/.9 (477.75)(479)

Бот. журн., т. 71, № 11

А. Ю. Магулаев

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ ФЛОРЫ КРЫМА И КАВКАЗА

A. Yu. MAGULAEV. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF FLOWERING PLANTS OF THE CRIMEA AND CAUCASUS FLORAS

Amaryllidaceae

(*)*Leucojum aestivum* L., **2n=24**. Ставропольский край, окр. г. Ставрополя («Полковничий яр»), 15 III 1984.[1]

---

[4] Виды рдеста проверил Н. Н. Цвелев.

[1] Сборы изученных видов произведены автором статьи; звездочкой в скобках отмечены виды, вошедшие в книгу «Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране» (Л., 1981); одной звездочкой — те, для которых числа хромосом приводятся впервые.

Все изученные образцы хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР — LE.

Asteraceae

Achillea latiloba* Ledeb., **2n=18. Грузинская ССР, Чохатаурский р-н, курорт Бахмаро, 18 IX 1983.

Aster ibericus Bieb., **2n=54.** Азербайджанская ССР, Кельбаджарский р-н, курорт Истису, 13 IX 1983.

Dolichorrhiza renifolia (C. A. Mey.) Galushko, **2n=40.** Кабардино-Балкарская АССР, Советский р-н, правый берег р. Рцывашки в 5 км от с. Верхняя Балкария, 12 IX 1982.

Jurinea elegans* (Stev.) DC., **2n=36. Грузинская ССР, Сагареджойский р-н, с. Гареджи, 7 IX 1983; Азербайджанская ССР, Евлахский р-н, с. Ханабад, 10 IX 1983.

Kemulariella rosea* (Stev. ex Bieb.) Tamamsch., **2n=18. Дагестанская АССР, Гимринский хребет, Араканский перевал, 13 VIII 1981; Дагестанская АССР, Левашинский р-н, с. Каракадани, 15 VIII 1981.

Micropus supinus* L., **2n=28. Дагестанская АССР, правый берег р. Сулак в районе Чиркейской ГЭС, 8 VIII 1981.

Ptilostemon echinocephalus* (Willd.) Greuter, **2n=32. Краснодарский край, Туапсинский р-н, пос. Архипо-Осиповка, 8 IX 1981.

Pyrethrum fruticulosum* Biehl., **2n=18. Азербайджанская ССР, Кельбаджарский р-н, курорт Истису, 12 IX 1983.

Scarioila orientalis (Boiss.) Soják, **2n=18.** Армянская ССР, Абовянский р-н, с. Гарни, 5 X 1984.

Scorzonera lanata* (L.) Hoffm., **2n=12. Дагестанская АССР, Унцукульский р-н, с. Ирганой, 14 VIII 1981.

Brassicaceae

Crambe armena* N. Busch, **2n=60. Армянская ССР, Разданский р-н, окр. г. Раздан, 3 X 1984.

C. gibberosa* Rupr., **2n=30. Кабардино-Балкарская АССР, Советский р-н, с. Безенги, 13 IX 1982.

C. juncea* Bieb., **2n=60. Азербайджанская ССР, Кельбаджарский р-н, в 7 км ниже курорта Истису, по левому берегу р. Тертер, 14 IX 1983.

Fibigia clypeata (L.) Medik., **2n=16.** Крымская обл., окр. г. Алушта, 2 IX 1984.

Campanulaceae

(*)*Campanula mirabilis* Albov, **2n=34.** Абхазская АССР, ущелье р. Бзыби, в 5 км ниже оз. Рица, 21 IX 1983.

Gadellia lactiflora (Bieb.) Schulkina, **2n=34.** Грузинская ССР, Чохатаурский р-н, курорт Бахмаро, 17 IX 1983.

Symphyandra armena (Stev.) A. DC., **2n=34.** Азербайджанская ССР, Кельбаджарский р-н, курорт Истису, 12 IX 1983; Азербайджанская ССР, Нагорно-Карабахская АО, окр. с. Гетаван, 14 IX 1983.

Caryophyllaceae

Gypsophila tenuifolia* Bieb., **2n=36. Дагестанская АССР, Гимринский хребет, Араканский перевал, 13 VIII 1981.

Minuartia verna (L.) Hiern, **2n=24.** Там же, 13 IX 1981.

Silene depressa* Bieb., **2n=24. Азербайджанская ССР, Кельбаджарский р-н, курорт Истису, 14 IX 1983.

Spergularia maritima* (All.) Griseb., **2n=18. Дагестанская АССР, окр. г. Махачкала, 2 VIII 1981.

Cistaceae

Cistus salviifolius L., **2n=18.** Грузинская ССР, Зестафонский р-н, с. Шорапани, 17 IX 1983.

Dipsacaceae

Scabiosa bipinnata C. Koch, **2n=16.** Азербайджанская ССР, Кельбаджарский р-н, курорт Истису, 12 IX 1983.

S. caucasica Bieb., **2n=36.** Там же.

S. columbaria L., **2n=16.** Азербайджанская ССР, Кахский р-н, с. Сукан, 9 IX 1983; Азербайджанская ССР, окрестности г. Шеки, 9 IX 1983.

Ericaceae

Rhododendron caucasicum Pall., **2n=26.** Грузинская ССР, Чохатаурский р-н, курорт Бахмаро, 19 IX 1983.

Rh. ponticum L., **2n=26.** Там же.

Hypericaceae

*(*)*Hypericum bupleuroides* Griseb., **2n=32.** Грузинская ССР, Чохатаурский р-н, курорт Бахмаро, 17 IX 1983.

H. montbretii* Spach, **2n=18. Там же, 18 IX 1983.

H. xylosteifolium* (Spach) N. Robson, **2n=40. Абхазская АССР, окр. оз. Рица, 21 IX 1983; Абхазская АССР, г. Ткварчели, 20 IX 1983.

Iridaceae

(*)*Crocus vallicola* Herb., **2n=8.** Грузинская ССР, Чохатаурский р-н, курорт Бахмаро, 18 IX 1983.

Iris pumila L., **2n=32.** Ставропольский край, Шпаковский р-н, с. Надежда, 2 V 1985.

Lamiaceae

Thymus helendzhicus* Klok. et Shost., **2n=26. Краснодарский край, Туапсинский р-н, пос. Кабардинка, 23 IX 1983.

*(*)*Salvia garedji* Troitzky, **2n=14.** Грузинская ССР, Сагареджойский р-н, с. Гареджи, 7 IX 1983.

Ziziphora capitata L., **2n=16.** Азербайджанская ССР, ущелье р. Тертер, окр. Серсангского водохранилища, 11 IX 1983.

Liliaceae

(*)*Asphodeline lutea* (L.) Reichenb., **2n=28.** Краснодарский край, Туапсинский р-н, пос. Кабардинка, 23 IX 1983.

Scilla autumnalis L., **2n=14.** Там же.

Limoniaceae

Acantholimon hohenackeri* (Jaub. et Spach) Boiss., **2n=30. Азербайджанская ССР, Евлахский р-н, с. Ханабад, 10 IX 1983.

Papaveraceae

Papaver fugax Poir., **2n=14.** Северо-Осетинская АССР, правый берег р. Терек в районе с. Нижний Ларс, 5 IX 1983; Азербайджанская ССР, Кельбаджарский р-н, курорт Истису, 12 IX 1983.

P. orientale L., **2n=42.** Азербайджанская ССР, Кельбаджарский р-н, курорт Истису, 13 IX 1983.

P. persicum Lindl., **2n=14.** Там же, 12 IX 1983.

Poaceae

Aegilops cylindrica Host., **2n=14.** Армянская ССР, Абовянский р-н, с. Гарни, 5 X 1984.

A. cylindrica, **2n=28**. Азербайджанская ССР, Евлахский р-н, с. Ханабад, 10 IX 1983.

Agropyron cristatum (L.) Beauv., **2n=14**. Крымская обл., г. Симферополь, 1 IX 1984; г. Бахчисарай, 3 IX 1984; Краснодарский край, Туапсинский р-н, пос. Кабардинка, 23 IX 1983. **2n=28**. Грузинская ССР, Сагареджойский р-н, с. Гареджи, 7 IX 1983; Азербайджанская ССР, Кельбаджарский р-н, курорт Истису, 13 IX 1983; Евлахский р-н, с. Ханабад, 10 IX 1983.

Hordeum bulbosum L., **2n=28**. Крымская обл., г. Алушта, 2 IX 1984; Азербайджанская ССР, Нагорно-Карабахская АО, в 5 км западнее с. Гетаван, 15 IX 1983; Армянская ССР, Абовянский р-н, с. Гарни, 5 X 1984.

Leymus racemosus (Trin.) Tzvel., **2n=28**. Краснодарский край, берег Азовского моря в районе ст. Кавказ, 1 IX 1984.

Secale anatolicum Boiss., **2n=14**. Азербайджанская ССР, Нагорно-Карабахская АО, с. Гетаван, 14 IX 1983.

S. sylvestre Host, **2n=14**. Крымская обл., г. Бахчисарай, 3 IX 1984; г. Старый Крым, 4 IX 1984.

(*)*S. vavilovii* Grossh., **2n=14**. Армянская ССР, Абовянский р-н, с. Гарни, 5 X 1984.

Taeniatherum crinitum (Schreb.) Nevski, **2n=14**. Там же.

Primulaceae

*(*)*Cyclamen colchicum* (Albov) Albov, **2n=30**. Грузинская ССР, Чохатаурский р-н, курорт Бахмаро, 18 IX 1984. (Сборы Н. Н. Васильева).

Ranunculaceae

(*)*Adonis vernalis* L., **2n=16**. Ставропольский край, окр. г. Ставрополя, 23 IV 1985.

Rosaceae

Dryas caucasica Juz., **2n=18**. Кабардино-Балкарская АССР, верховья р. Рцывашки, 12 IX 1982.

Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz, **2n=14**. Там же.

Ставропольский государственный
педагогический институт.

Получено 6 VI 1985.

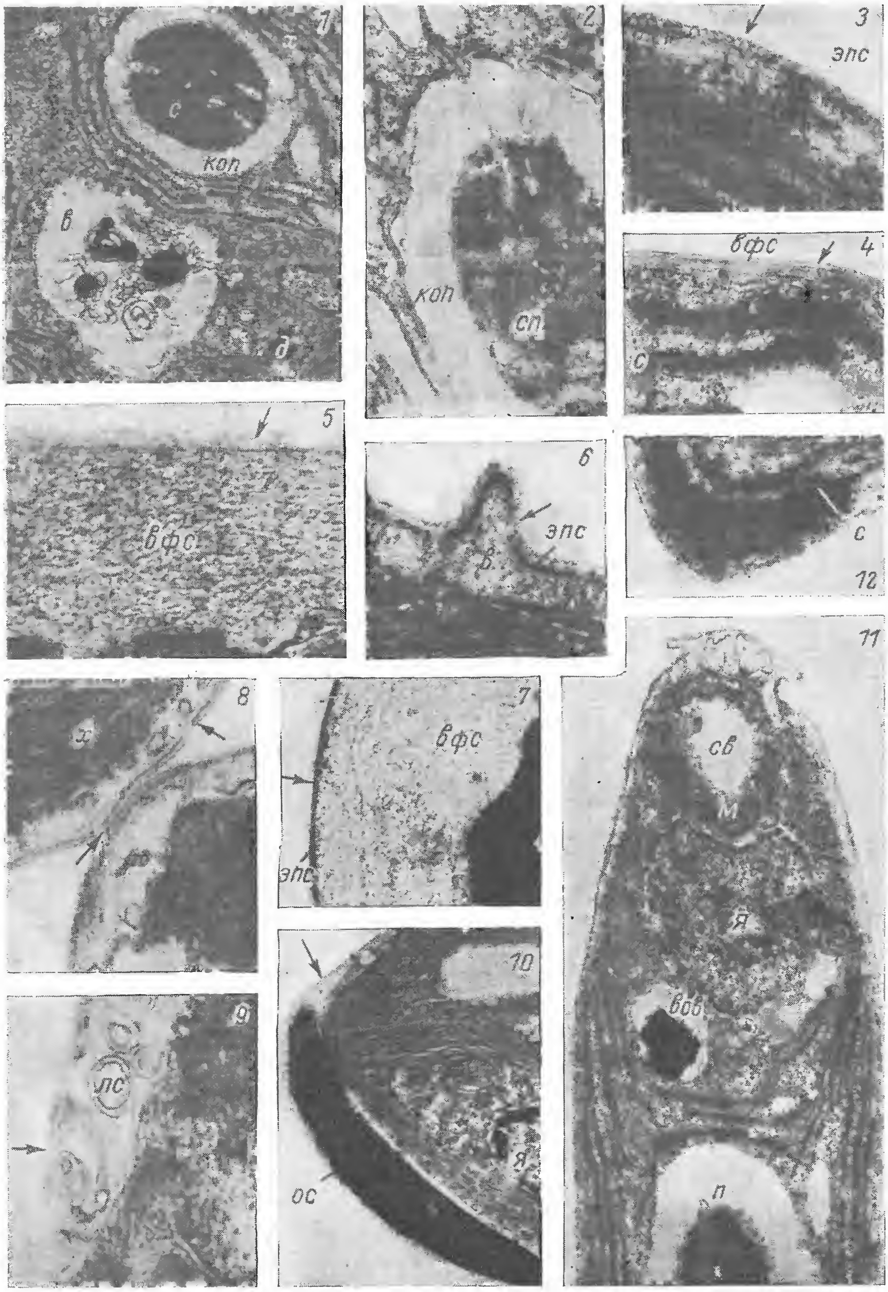


Таблица I.

1 — фрагмент вегетативной клетки *Chlorococcum macrostigmatum* (×20 000); *2* — пиреноид *Ch. lacustre* (*стрелка* — тилакоиды пиреноида) (×35 000); *3* — оболочка зооспоры *Ch. aureum* (× 48 000); *4* — фрагмент остановившейся зооспоры *Ch. macrostigmatum* (× 46 000); *5* — оболочка вегетативной клетки *Ch. isabeliense* (×48 000); *6* — оболочка зооспоры *Ch. elkhartiense* (×72 000); *7* — оболочка вегетативных клеток *Ch. elkhartiense* (×50 000); *8* — *Ch. aureum*, слипание клеток (×70 000); *9* — зооспора *Ch. lacustre* (×44 000); *10* — зооспора *Ch. ellipsoideum* (×28 000); *11* — зооспора *Ch. oleofaciens* (×20 000); *12* — фрагмент зооспоры *Ch. elkhartiense* (×44 000). *в* — вакуоль, *с* — стигма, *х* — хлоропласт, *коп* — крахмальная обкладка пиреноида, *сп* — строма пиреноида, *п* — пиреноид, *д* — диктиосома, *эпс* — электронно-плотный слой, *вфс* — внутренний фибриллярный слой, *лс* — ломасомоподобные структуры, *ос* — осмиофильные структуры неизвестной природы, *я* — ядро, *м* — митохондрии, *св* — сократительная вакуоль; *вов* — вакуоль с осмиофильным включением, *стрелка* — наружный слой оболочки.

К с. 1452

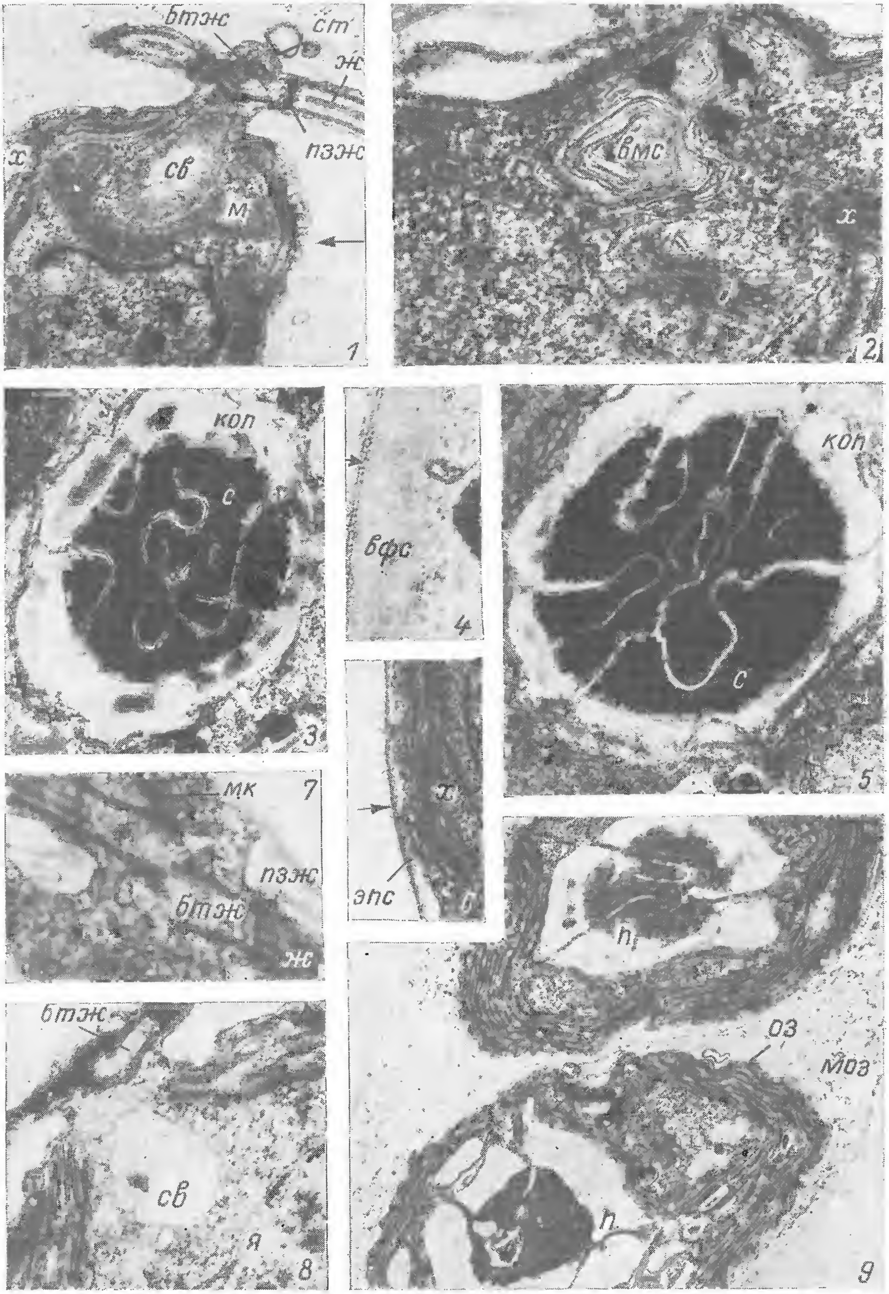


Таблица II.

1 — зооспора *Chlorococcum novaeangliae* (×17 000); *2* — фрагмент вегетативной клетки *Ch. oleofaciens* (×53 000); *3* — пиреноид *Ch. echinozygotum* (*стрелки* — тилакоиды пиреноида) (×48 000); *4* — оболочка зооспоры *Ch. echinozygotum* (×60 000); *5* — пиреноид *Ch. pinguideum* (*стрелка* — тилакоиды пиреноида) (×13 000); *6* — оболочка зооспоры *Ch. pinguideum* (×53 000); *7* — зооспора *Ch. lacustre* (×31 000); *8* — зооспора *Ch. novaeangliae* (×36 000); *9* — зооспоры *Ch. novaeangliae* (×11 000). *бтж* — базальное тело жгутика, *ж* — жгутик, *пзж* — переходная зона жгутика, *мк* — микротрубочковый корешок, *оз* — оболочка зооспоры, *моз* — материнская оболочка зооспорангия, *ст* — соединительный тяж между базальными телами, *вмс* — вакуоль с мембранными структурами; остальные обозначения как в табл. I.

К ст. Г. Г. Шевцовой, Т. Б. Батыгиной, А. Н. Лаврентьевой, с. 1460

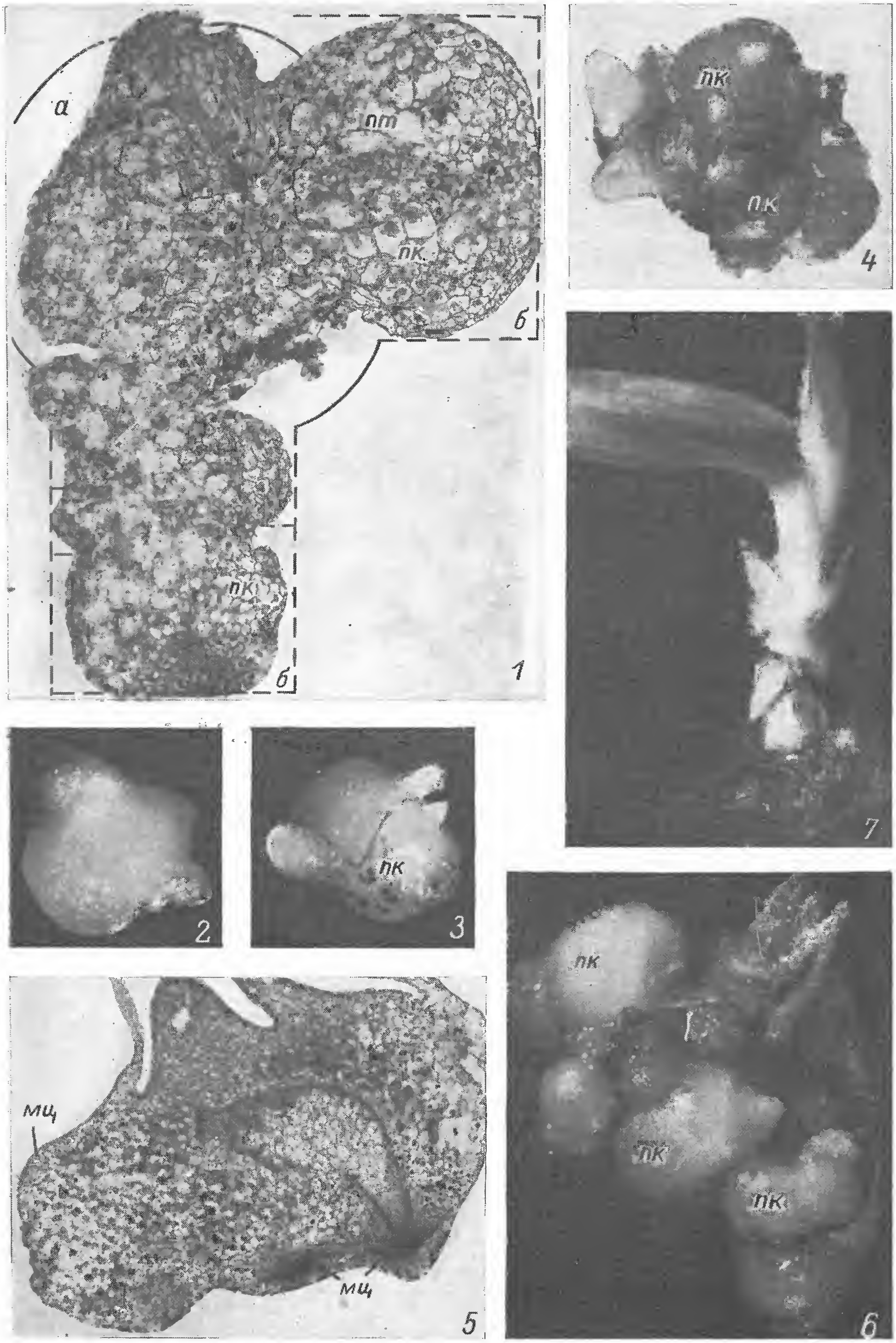
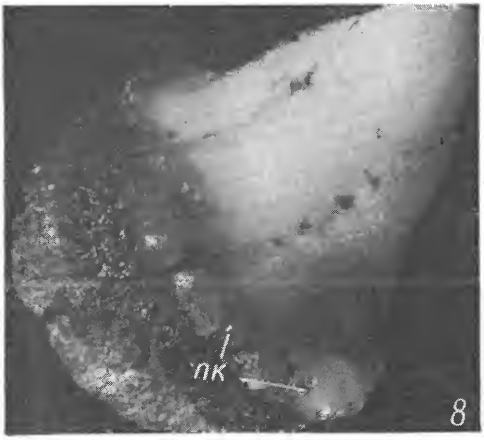
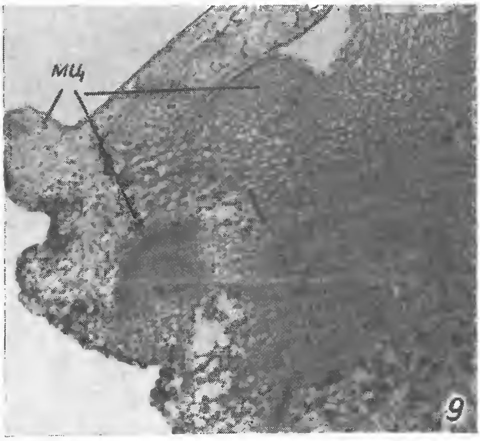
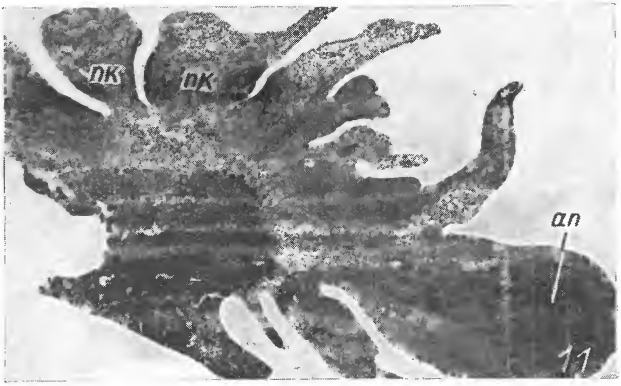


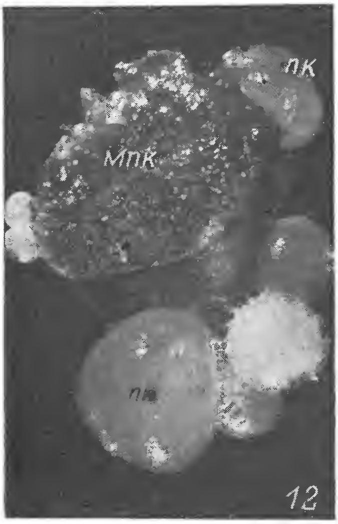
Таблица. Возможные способы образования регенерантов у *Cymbidium hybridum*.

пт — прокамбиальный тяж, *пк* — протокорм, *мц* — меристематический центр, *мпк* — сегмент материнского протокорма. *1* — эксплантат размером около 100 мкм (апикальная меристема) через 2 мес после помещения на питательную среду: *а* — исходный эксплантат, *б* — образование протокормов; *2—4* — развитие эксплантата размером около 300 мкм (апекс с 2 листовыми примордиями): *2* — через 20 дней от начала культивирования, *3* — образование единичного протокорма, *4* — образование множества протокормов; *5—7* — развитие эксплантата размером около 500 мкм (апекс с 3—4 листовыми примордиями): *5* — образовани меристематических центров в основании листовых примордиев и на раневой поверхности эксплантата, *6* — формирование множества протокормов, *7* — образование побега.









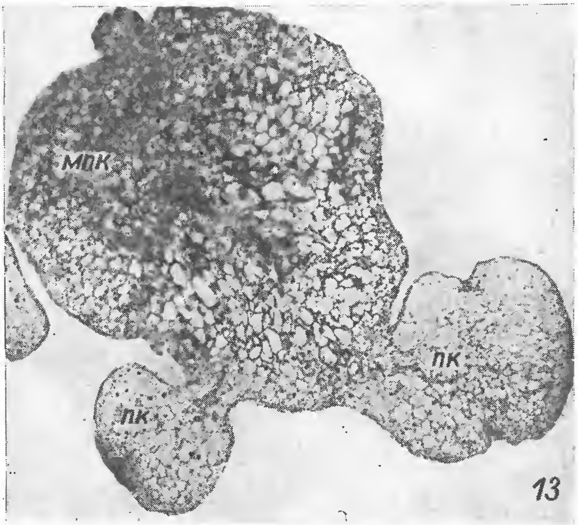


Таблица (*продолжение*).

8, *9* — развитие множества протокормов в основании почки, выделенной из нижнего яруса туберидия, и их гистология; *10*, *11* — развитие почки среднего яруса туберидия: *10* — набухшая почка, *11* — образование множества протокормоподобных структур в основании листовых примордиев; *12*, *13* — образование множества протокормов на сегменте материнского протокорма через 7 дней после помещения на питательную среду и их гистология; *ап* — апекс побега; остальные обозначения, как в первой части таблицы.

К ст. В. Ф. Тарасевич, В. П. Серова, с. 1493

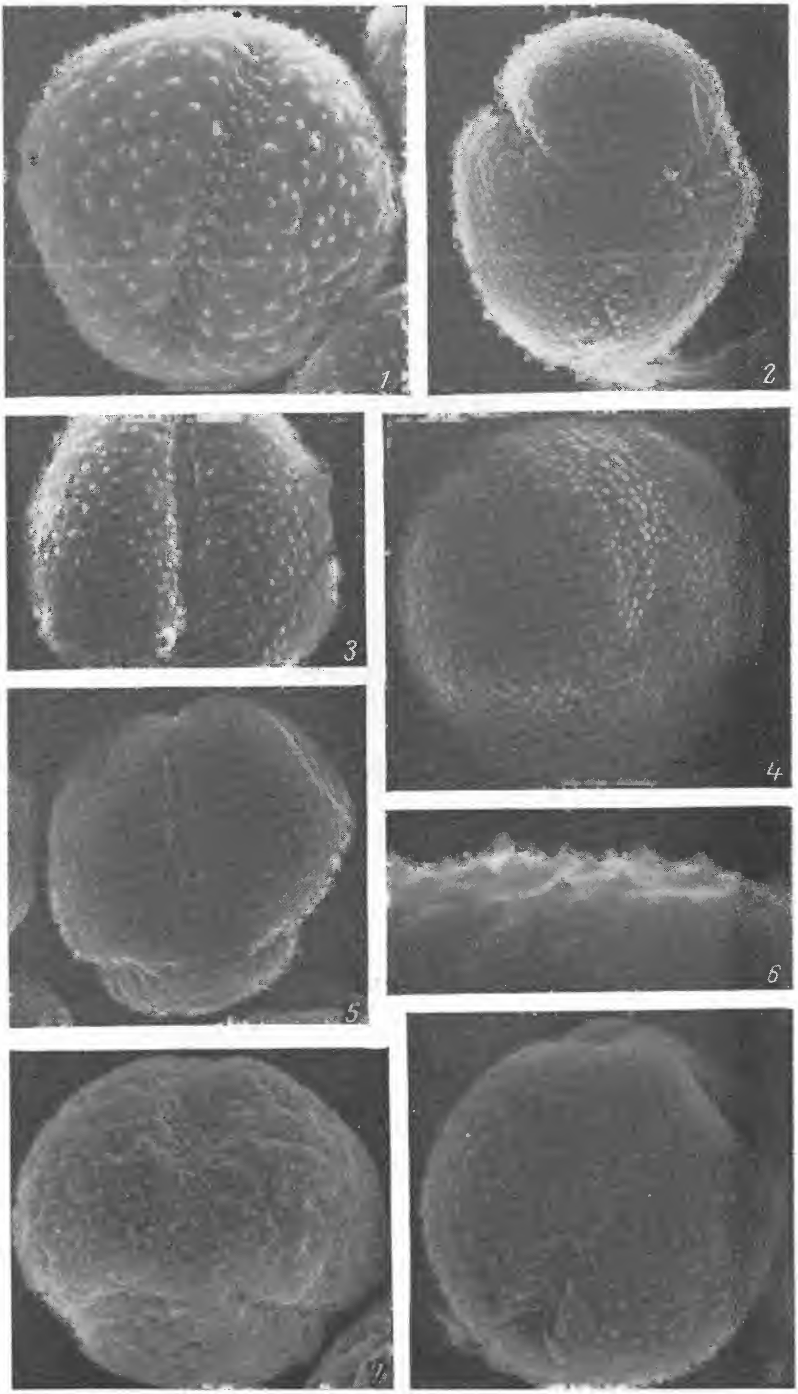


Таблица I.

1 — *Clematis brevicaudata*, общий вид с экватора, ×2750; *2* — *C. orientalis*, общий вид с полюса, ×2000; *3* — *C. hexapetala*, общий вид, видна гладкая мембрана борозды, ×2500; *4* — *C. integrifolia*, общий вид с полюса, ×2250; *5* — *Atragene macropetala*, общий вид, ×2250; *6*, *8* — *C. manschurica*: *6* — край пыльцевого зерна, видны очертания шипов, ×10 000; *8* — общий вид, ×2500; *7* — *C. fusca* var. *manshurica*, поверхность пыльцевого зерна морщинистая, с наплывами, ×2250.

К с. 1493

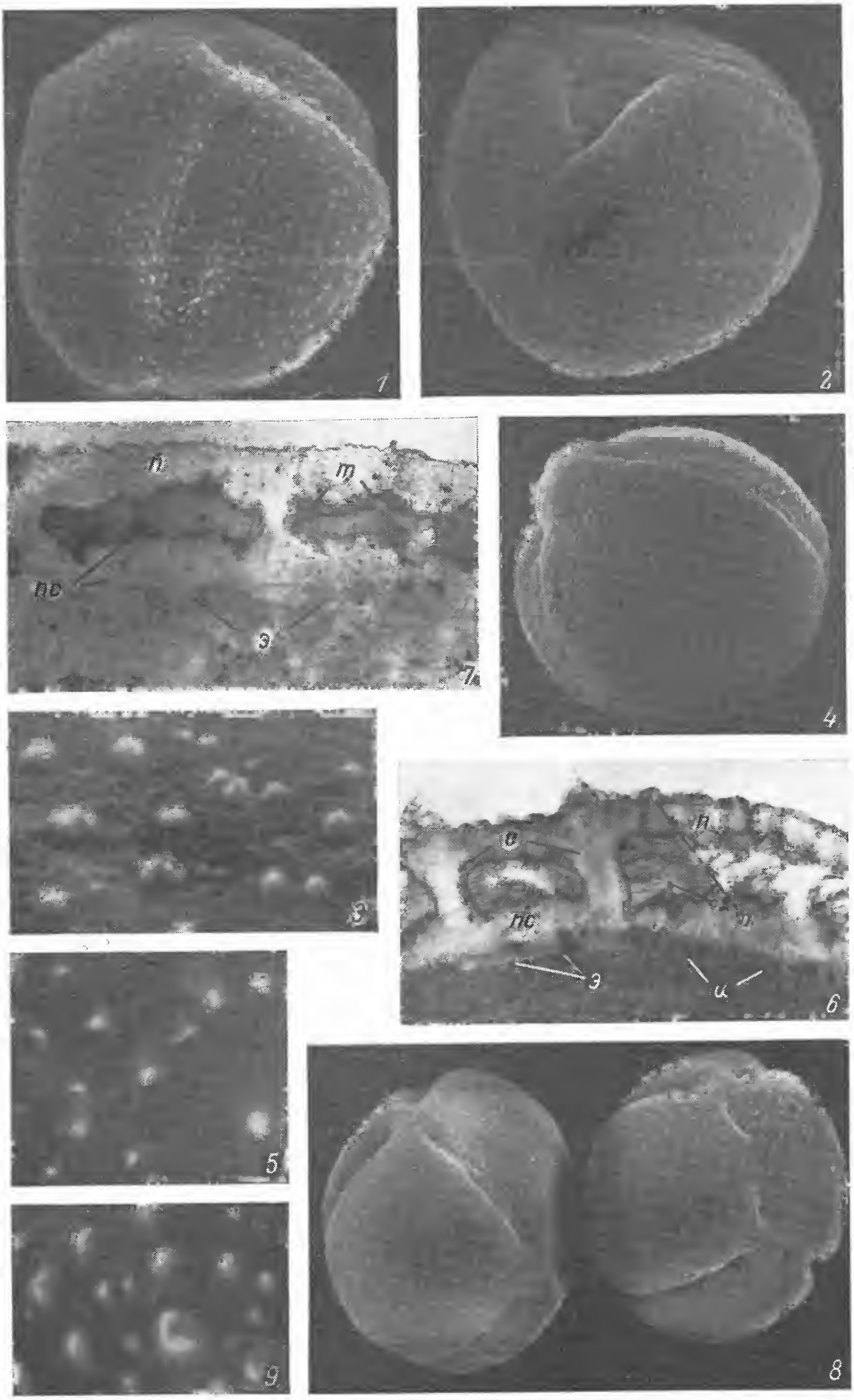


Таблица II.

1 — *Clematis ispahanica*, общий вид, ×1875; *2*, *4* — *C. tangutica*: *2* — общий вид с полюса, синкольп, ×2000; *4* — вид с экватора, видно поднятие экзины на полюсе, ×1625; *3*, *8* — *C. sarezica*: *3* — шипы разноразмерные, иногда сближены по 2, перфорации частые, расположены в ямках, ×10 000; *8* — общий вид, ×1395; *5* — *C. orientalis*, перфорации ориентированы в разных направлениях, ×12 000; *6* — *C. vitalba*, срез пыльцевого зерна (ТЭМ), ×25 000; *7* — *Atragene macropetala*, срез пыльцевого зерна (ТЭМ), ×16 800; *9* — *Clematis hilariae*, скульптура разношипиковая, перфорации мелкие, слабо заметные, ×10 000; *п* — покров, *с* — столбики, *пс* — подстилающий слой, *э* — эндэкзина, *и* — интина, *т* — трифина.

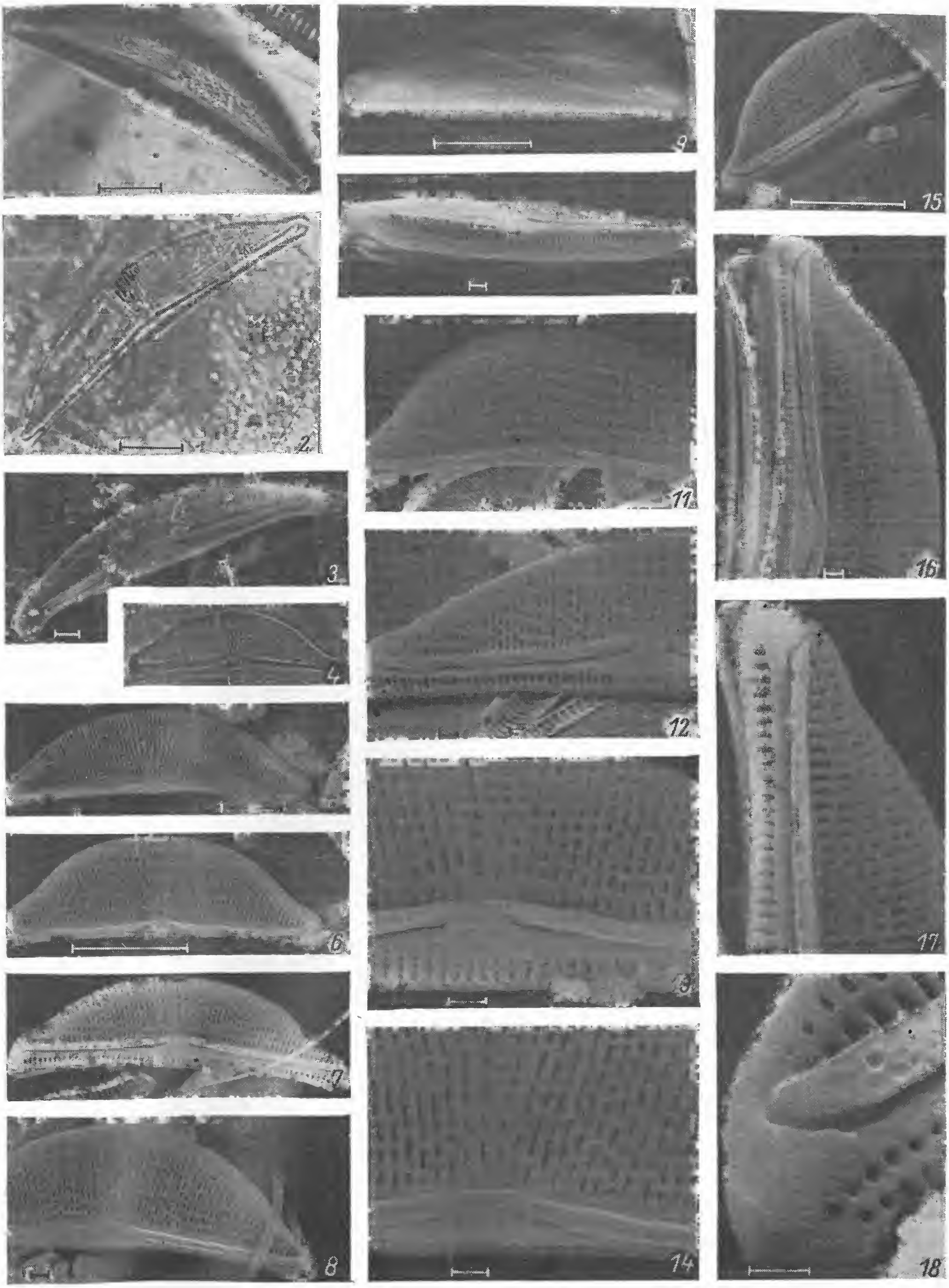


Таблица I. Структура панциря и створок с наружной поверхности разновидностей *Amphora veneta*.

1—3 — *Amphora veneta* var. *veneta* (*1*, *2* — различные створки; *3* — структура наружной поверхности створки); *4—18* — *A. veneta* var. *subcapitata* (*4—8* — различные створки; *9* — панцирь со спинной стороны; *10* — панцирь с брюшной стороны; *11* — структура спинной стороны створки; *12* — расположение ореол на спинной и брюшной сторонах створки; *13—15* — структура центральной части створок и направление центральных пор шва; *16* — панцирь с соединительными ободками; *17*, *18* — конец створки и направление конечных щелей шва). *1*, *2*, *4* — СМ; *3*, *5—18* — СЭМ; шкала, мкм; *1—6*, *9*, *10*, *15*=10, *7*, *8*, *10—14*, *16*, *17*=1.

К с. 1547

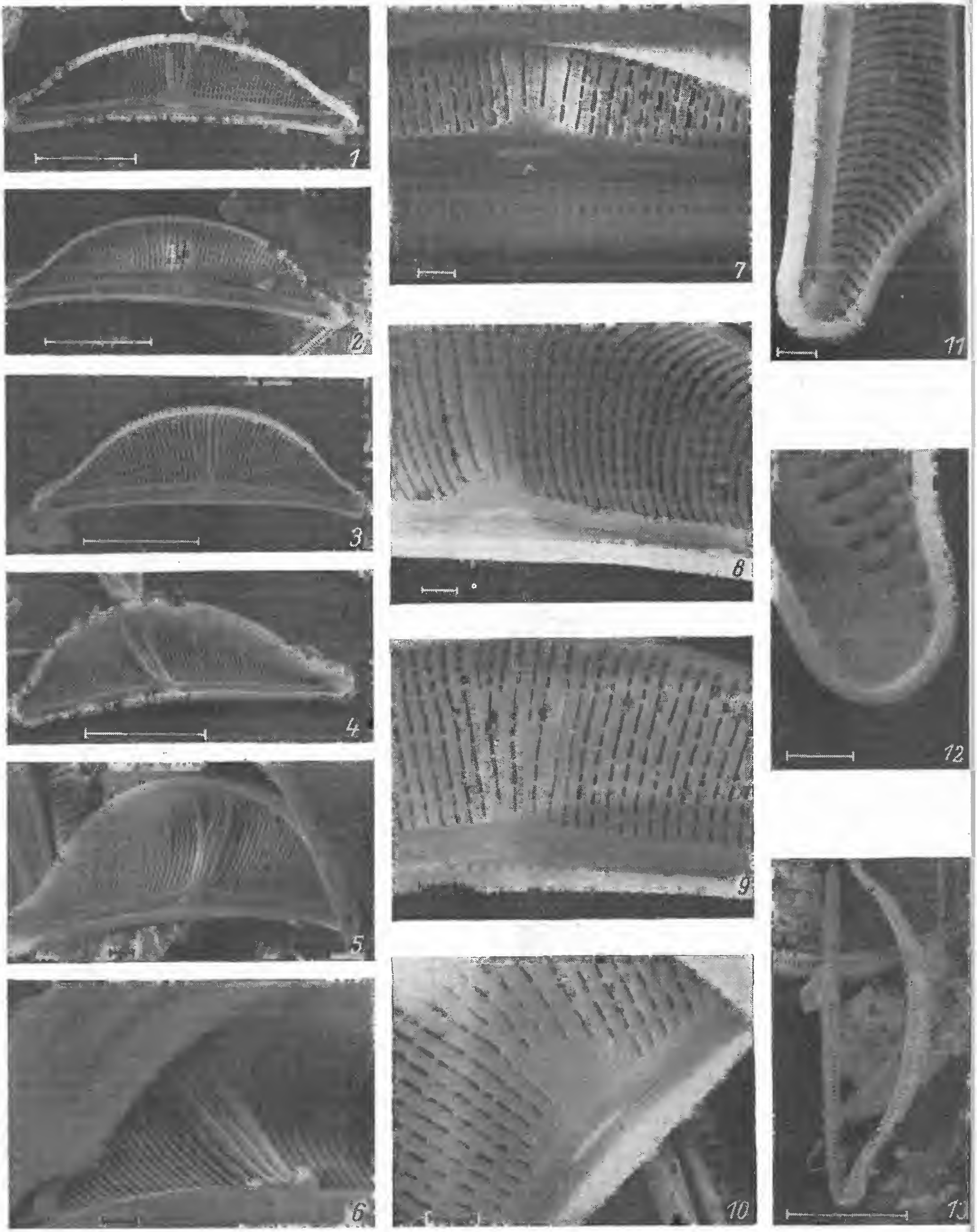


Таблица II. Структура створок с внутренней поверхности *Amphora veneta* var. *subcapitata*.

1—5 — различные створки под разным углом наклона; *6* — структура центральной части створки и вставочных ободков; *7—10* — языковидный выступ и различная форма центрального поля; *11*, *12* — конец створки и конечные щели шва; *13* — отдельный соединительный ободок. *1—13* — СЭМ; шкала, мкм: *1—4*, *13*=10; *5—12*=1.

CONTENTS

Page

Konstantinova I. A. The ultrastructural study of some species of the genus *Chlorococcum* (*Chlorococcaceae*) 1451

Shevtsova G. G., Batygina T. B., Lavrentiyeva A. N. Some aspects of the reproductive system in the orchids with special reference to *Cymbidium hybridum* (*Orchidaceae*) 1457

Sambuk S. G. The classification of the lichen and greenmoss pine forests of the North-West of the European part of the USSR 1468

Geltman D. V. Systematic and ecological-geographic characteristic of the species from the affinity of *Urtica dioica* (*Urticaceae*) in the USSR flora 1480

COMMUNICATIONS 1491

Tarasevich V. F., Serov V. P. The morphology and ultrastructure of pollen in the genera *Clematis* and *Atragene* (*Ranunculaceae*) in connection with the systematics. (1491). — **Teryokhin E. S., Kravtsova T. I.** The development and the main structural features of the seed coat in some representatives of the *Orobanchaceae* of the flora of the USSR. (1501). — **Shevchenko S. V.** The features of development of the male gametophyte in some angiosperms. (1512). — **Bayasgalan D.** On the plasticity of the *Sanguisorba officinalis* (*Rosaceae*) root system in North Mongolia. (1516). — **Khramtsov V. N.** The patterns in the vegetative cover of the Chu-Ilii mountains. (1519). — **Chertov O. G., Druzina V. D.** A study of coenotic boundaries along an edaphic gradient in pistachio's woodlands of Badghyz. (1526). — **Karofeld E. K.** On the temporal dynamics of the hollow-ridge complex development in some peat bogs of Estonia. (1535).

SISTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 1543

Gleser Z. I. On the position of the genus *Triceratium* s. str. (*Bacillariophyta*) in the diatom system. (1543). — **Makarova I. V., Akhmetova N. I.** The new data on the morphology and taxonomy of *Amphora veneta* (*Bacillariophyta*). (1545). — **Botschantzev V. P., Petrovsky V. V.** *Hediniopsis czukotica* (*Cruciferae*) — a new genus and species from Chukotka. (1548). — **Filatova N. S.** Some new species of the genus *Artemisia* (*Asteraceae*) from Middle and Central Asia. (1550).— **Samutina M. L.** Changes in the system of the genus *Sambucus* (*Caprifoliaceae*). (1557). — **Dorofeyev V. I.** A new species of the genus *Rorippa* (*Brassicaceae*) from Leningrad neighbourhood. (1559).

FLORISTIC FINDINGS 1562

Czeczjotkin E. V. A supplement to the flora of the Stanovoye Nagorye mountains. (1562). — **Kasumova T. A.** The two new species of the genus *Crataegus* (*Rosaceae*) from Trans-Caucasus. (1564).

PROTECTION OF THE PLANT WORLD 1567

Alekseyev A. S., Lairand N. I., Popovitchev B. G., Yatsenko-Khmelevsky A. A. The prognosis of the forest stand condition subjected to the toxic action of the atmospheric pollutants. (1567).

CHROMOSOME NUMBERS 1572

Probatova N. S., Sokolovskaya A. P. Chromosome numbers of the vascular plants from the Far East of the USSR. (1572). — **Magulaev A. Yu.** Chromosome numbers in some species of flowering plants of the Crimea and Caucasus floras. (1575).

1 р. 90 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Константинова И. А. Ультраструктура некоторых видов рода *Chlorococcum* (*Chlorococcaceae*) 1451

Шевцова Г. Г., Батыгина Т. Б., Лаврентьева А. Н. Некоторые аспекты системы воспроизведения орхидных на примере *Cymbidium hybridum* (*Orchidaceae*) . . . 1457

Самбук С. Г. Классификация лишайниковых и зеленомошных сосновых лесов северо-запада европейской части СССР 1468

Гельтман Д. В. Систематическая и эколого-географическая характеристика видов из родства *Urtica dioica* (*Urticaceae*) во флоре СССР. 1480

СООБЩЕНИЯ 1491

Тарасевич В. Ф., Серов В. П. Морфология и ультраструктура пыльцы родов *Clematis* и *Atragene* (*Ranunculaceae*) в связи с их систематикой. (1491). — **Терёхин Э. С., Кравцова Т. И.** Развитие и строение семенной кожуры у представителей сем. *Orobanchaceae* флоры СССР. (1501). — **Шевченко С. В.** Особенности развития мужского гаметофита некоторых покрытосеменных растений. (1512). — **Баясгалан Д.** О пластичности корневой системы *Sanguisorba officinalis* (*Rosaceae*) в Северной Монголии. (1516). — **Храмцов В. Н.** Закономерности растительного покрова Чу-Илийских гор. (1519). — **Чертов О. Г., Друзина В. Д.** Исследование фитоценотических границ по эдафическому градиенту в фисташниках Бадхыза. (1526). — **Карофельд Э. К.** О временной динамике грядово-мочажинного комплекса на верховых болотах Эстонии. (1535).

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1543

Глезер З. И. О положении рода *Triceratium* s. str. (*Bacillariophyta*) в системе диатомовых водорослей. (1543). — **Макарова И. В., Ахметова Н. И.** Новые данные по морфологии и таксономии *Amphora veneta* (*Bacillariophyta*). (1545). — **Бочанцев В. П., Петровский В. В.** *Hediniopsis czukotica* (*Cruciferae*) — новый род и вид с Чукотки. (1548). — **Филатова Н. С.** Новые виды рода *Artemisia* (*Asteraceae*) из Средней и Центральной Азии. (1550). — **Самутина М. Л.** Изменения в системе рода *Sambucus* (*Caprifoliaceae*). (1557). — **Дорофеев В. И.** Новый вид рода *Rorippa* (*Brassicaceae*) из окрестностей Ленинграда. (1559).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 1562

Чечеткин Е. В. Дополнение к флоре Станового нагорья. (1562). — **Касумова Т. А.** Два новых вида рода *Crataegus* (*Rosaceae*) для Закавказья. (1564).

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 1567

Алексеев А. С., Лайранд Н. И., Поповичев Б. Г., Яценко-Хмелевский А. А. Прогноз состояния древостоев, подверженных токсическому действию атмосферных загрязнителей. (1567).

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 1572

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом сосудистых растений с Дальнего Востока СССР. (1572). — **Магулаев А. Ю.** Числа хромосом некоторых видов цветковых растений флоры Крыма и Кавказа. (1575).

Ботанический журнал, 1986, т. 71, 11, 1451—1578